

SÉRIE A N° 1275
N° D'ORDRE 2144

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

TCHÉOU-TAI-CHUIN

Licencié ès sciences naturelles

- 1^{re} THÈSE. — LE CYCLE ÉVOLUTIF DU SCYPHISTOME DE CHRYSAORA (ÉTUDE HISTOPHYSIOLOGIQUE).
2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenue le 7^e juillet 1930 devant la Commission d'examen

MM. PÉREZ.	<i>Président.</i>
GUILLIERMOND	} <i>Examineurs.</i>
DEREIMS.	

PARIS (Ve)

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

SÉRIE A N° 1275
N° D'ORDRE 2144

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

TCHÉOU-TAI-CHUIN

Licencié ès sciences naturelles

1^{re} THÈSE. — LE CYCLE ÉVOLUTIF DU SCYPHISTOME DE CHRYSAORA (ÉTUDE HISTOPHYSIOLOGIQUE).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenue le juillet 1930 devant la Commission d'examen

MM. PÉREZ *Président.*

GUILLIERMOND . }
DEREIMS } *Examineurs.*

PARIS (Ve)

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE
49, Boulevard Saint-Michel, 49

1930

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen

C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires

P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires

A. JOANNIS.

H. LE CHATELIER.

H. LEBESGUE.

A. FERNBACH.

A. LEDUC.

E. HÉROUARD.

Professeurs

ÉMILE PICARD..... Analyse supérieure et algèbre supérieure.

G. KÖNIGS..... Mécanique physique et expérimentale.

E. GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.

P. JANET..... Électrotechnique générale.

F. WALLERANT..... Minéralogie.

P. PAINLEVÉ..... Mécanique analytique, et mécanique céleste.

Gabriel BERTRAND. Chimie biologique.

M^{me} P. CURIE..... Physique générale et radioactivité.

M. CAULLERY..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).

G. URBAIN..... Chimie générale.

Émile BOREL..... Calcul des probabilités et Physique mathématiques.

L. MARCHIS..... Aviation.

Jean PERRIN..... Chimie physique.

Rémy PERRIER.... Zoologie (Enseignement P. C. N.).

H. ABRAHAM..... Physique.

M. MOLLIARD..... Physiologie végétale.

E. CARTAN..... Géométrie supérieure.

L. LAPICQUE..... Physiologie générale.

E. VESSIOT..... Théorie des fonctions et théorie des transformations.

A. COTTON..... Physique générale.

J. DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie.

Charles FABRY..... Physique.

Charles PÉREZ..... Zoologie.

Léon BERTRAND.. Géologie structurale et géologie appliquée.

R. LESPIEAU..... Théories chimiques.

E. RABAUD..... Biologie expérimentale.

P. PORTIER..... Physiologie comparée.

E. BLAISE..... Chimie organique.

P.-A. DANGEARD.. Botanique.

Paul MONTEL..... Mécanique rationnelle.

P. WINTREBERT... Anatomie et histologie comparées.

O. DUBOSCQ..... Biologie maritime.

G. JULIA..... Mathématiques générales.

A. MAILHE..... Étude des combustibles.

L. LUTAUD..... Géographie physique et géologie dynamique.

Eugène BLOCH... Physique théorique et physique céleste.

Henri VILLAT... Mécanique des fluides et applications.

Ch. JACOB..... Géologie.

P. PASCAL..... Chimie minérale.

Léon BRILLOUIN. Théories physiques.

V. AUGER..... Chimie appliquée.

E. ESCLANGON... Astronomie.

E. PÉCHARD..... Chimie (Enseig. P. C. N.).

M. GUICHARD... Chimie minérale.

A. GUILLET..... Physique

G. MAUGUIN..... Minéralogie

L. BLARINGHEM. Botanique.

A. MICHEL-LÉVY.. Pétrographie.

A. DEREIMS..... Géologie.

A. DENJOY..... Calcul différentiel et intégral.

H. BÉNARD..... Physique (P. C. N.).

E. DARMOIS..... Physique.

G. BRUHAT..... Physique.

H. MOUTON..... Chimie physique.

L. JOLEAUD..... Paléontologie.

M. JAVILLIER..... Chimie biologique.

A. DUFOUR..... Physique (P. C. N.).

F. PICARD..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).

ROBERT-LÉVY.... Zoologie.

L. DUNOYER..... Optique appliquée.

A. GUILLIERMOND. Botanique (P. C. N.).

A. DEBIERNE..... Radioactivité.

M. FRÉCHET..... Calcul des Probabilités et Physique mathématiques.

Secrétaire : A. PACAUD.



AVANT-PROPOS

Nos travaux de recherche ont été faits au Laboratoire de Zoologie de la Sorbonne et à la station biologique de Roscoff. Nous voudrions avant tout exprimer ici notre profonde et respectueuse gratitude à M. le Prof. E. HÉROUARD, qui a bien voulu nous guider dès le début dans notre travail et suivre de près nos recherches. Ses indications et ses conseils ont été très précieux pour nous et ont grandement facilité notre travail. Nous tenons également à remercier très sincèrement M. le Prof. Ch. PÉREZ, qui a bien voulu s'occuper de l'achèvement de nos travaux et dont les encouragements nous ont permis d'arriver à la fin de nos recherches. C'est à la grande bienveillance de M. PÉREZ que nous devons les facilités pour la publication du présent travail.

M. M. PRENANT, Maître de conférences à la Sorbonne, nous a grandement obligés en nous donnant des renseignements et des conseils très utiles. Nous le prions de trouver ici l'expression de notre reconnaissance.

Nos plus sincères remerciements vont à Mlle DEHORNE, Chef des travaux pratiques à la Sorbonne et à MM. G. TEISSIER, Chef de travaux de la station biologique de Roscoff ; AZÉMA, Assistant à la Sorbonne pour leur aide précieuse.

Le personnel des Laboratoires de Roscoff et de la Sorbonne a également droit à notre reconnaissance, et c'est avec un grand plaisir que nous lui adressons tous nos remerciements.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552831_0055

I. — INTRODUCTION

1. — Quelques mots sur la morphologie et l'évolution des Scyphistomes

Avant d'exposer les résultats de nos recherches sur les phénomènes histophysiologiques du cycle évolutif du Scyphistome de *Chrysaora hysocella*, nous croyons utile d'exposer rapidement la morphologie et les divers stades évolutifs parcourus par les Scyphistomes. De cette façon nous pourrions essayer d'unifier la terminologie, parfois confuse chez les différents auteurs.

La jeune *Chrysaora* ne produit d'abord, dans ses glandes génitales, que des éléments mâles puis devient hermaphrodite, enfin donne des éléments femelles, qui se développent et restent dans la mésoglée jusqu'au stade de Planula. Puis les Planulas mises en liberté deviennent temporairement des larves nageuses. Après quelque temps elles se fixent sur un substratum et s'y développent rapidement en de jeunes Scyphistomes.

Nous décrirons d'abord ici l'organisation d'un Scyphistome adulte. Pour sa description nous l'orienterons dans sa position morphologique normale la bouche en haut et le pédoncule en bas. Pour faciliter cette description nous figurerons trois schémas dont le premier (fig. 1) représente une coupe longitudinale, dessinée de façon que la moitié gauche, par rapport à l'axe de symétrie A-A, représente un plan inter-radial et la moitié droite, un plan perradial. Les lignes B-B, C-C, et D-D, indiquent respectivement le niveau des coupes transversales des figures 2, 3 et 4.

La forme extérieure ressemble un peu à un calice. On y distingue deux parties : l'une supérieure, le calice proprement dit qui correspond à l'*éphyrum* de HÉROUARD ; l'autre inférieure, que cet auteur appelle la *souche*. L'*éphyrum* comprend une couronne labiale, avec une bouche centrale étoilée à 4 angles saillants et quatre poches sous-ombrellaires en entonnoirs dont les douilles pleines se continuent jusqu'à la sole pédieuse. Le bord ombrellaire s'étire en saillies marginales ou bras dont chacun se prolonge en un tentacule très extensible. Leur nombre est égal à 8 ou à un multiple supérieur de 4 ; ils servent à la capture des proies. A l'intérieur de la cavité gastrale se trouvent quatre cloisons endodermiques dont la terminaison inférieure marque la limite même de l'*éphyrum*.

L'animal est dans l'ensemble symétrique par rapport à un axe passant par le centre de la bouche et le pédoncule. D'une manière plus précise, il

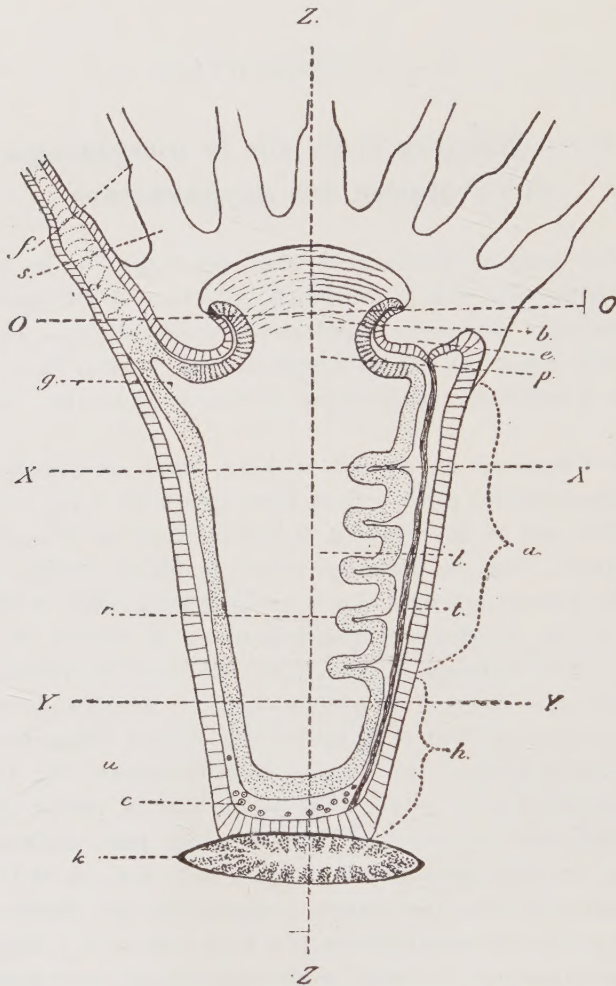


FIG. 1. — Coupe verticale schématique d'un scyphistome adulte. *Z, Z*, axe de symétrie ; *O-O*, *X-X*, *Y-Y*, niveaux des coupes transversales sur les figures 2, 3, 4 ; *a*, éphyrum ; *h*, souche ; *b*, bouche et couronne labiale ; *e*, entonnoir péristomial ; *p*, pharynx ; *l*, cavité gastrale ; *t*, téniole ; *f*, fouet du tentacule ; *s*, manche du tentacule ; *g*, gouttière gastrale ; *r*, cloison et filament gastralex ; *c*, mésoglée et cellules mésogléennes ; *k*, kyste.

présente quatre plans de symétrie : deux plans rectangulaires dits perradiaux, passent chacun par l'axe et par deux des angles opposés de la

bouche ; deux plans interradiaux, passant par l'axe et les milieux des faces planes du manubrium qui correspondent les quatre entonnoirs péristomiaux ; quatre plans adradieux passant par les bissectrices des angles formés par les quatre plans précédents ; enfin huit plans subradiaux passant par les bissectrices des angles formés par les huit plans ci-dessus indiqués (fig. 1 et 2).

Les tentacules sont adradiaux quand ils sont huit ; les encoches du

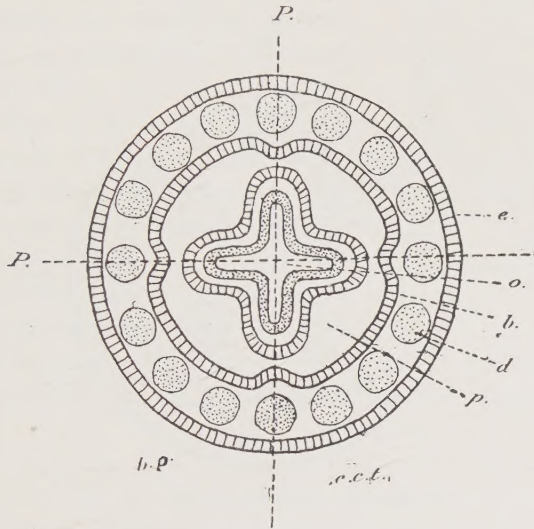


FIG. 2. — Coupe transversale schématique d'un scyphistome passant au niveau du péristome : *p.*, perradius ; *e.*, ectoderme ; *o.*, bouche ; *b.*, bord péristomial ; *d.*, endoderme de la souche du tentacule ; *p.*, péristome.

bord calicinal qui les séparent sont per- et interradiales. Le sous-ombrelle présente dans les interradius entre le bord calicinal et le manubrium, quatre enfoncements en entonnoirs plus ou moins profonds suivant l'âge de l'animal, qu'on appelle les entonnoirs péristomiaux (Sceptaltrichter de GÖTTE).

La souche se termine inférieurement par une sole élargie ou sole ou disque pédieux.

La cavité gastrale peut être subdivisée en deux parties superposées dans le sens vertical ; l'une, la cavité gastrale inférieure, basigaster de WIETRZYKOWSKI, appartient à la souche ; l'autre, cavité gastrale supérieure, au calice.

La cavité gastrale supérieure située immédiatement au-dessous du

pharynx est divisée par quatre plis endodermiques interradiaux en quatre compartiments périphériques (fig. 3). Sur ces plis se trouvent des filaments plus ou moins longs : « Filaments gastreaux dont le nombre dépend de l'état de développement de l'éphyrulum. La limite inférieure de cette cavité est la limite même des plis endodermiques. La partie périphérique de cette cavité communique avec les quatre gouttières gastreales situées dans les perradius. Une partie centrale cylindrique, l'estomac, est limitée extérieurement par les bords internes des plis endodermiques. La cavité gas-

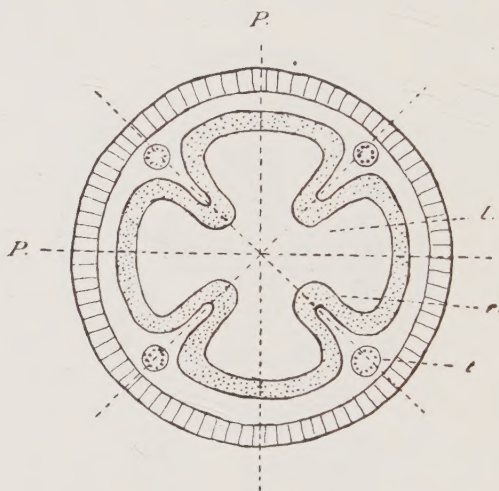


FIG. 3. — Coupe transversale schématique passant au niveau de l'éphyrulum : *P*, perradius ; même signification des lettres, que dans la figure 1.

trale inférieure (fig. 4) c'est-à-dire la partie qui suit la cavité gastrale supérieure est, elle aussi, mais plus légèrement subdivisée en quatre gouttières gastreales périphériques et cette subdivision est de moins en moins nette à la partie inférieure de cette cavité.

Chez les individus jeunes la cavité gastrale inférieure est peu marquée puisque la partie qui correspond à la souche est peu développée ou reste pleine. Il n'en est pas de même chez les individus de taille moyenne qui présentent un développement presque égal des deux parties. Quand la strobilation commence la cavité gastrale supérieure se développe considérablement en raison de l'allongement de l'éphyrulum. Dans chaque tentacule on peut distinguer deux parties : la région basilaire, bras ou manche (fig. 1, *s.*), a un axe endodermique, diverticule de la cavité gastrale ; et la région terminale ou fouet (fig. 1, *f.*), partie principale du tentacule. La limite est particulièrement nette quand le tentacule est contracté.

Un Scyphistome provenant, soit de la fixation d'une larve soit du bourgeonnement d'un autre individu, peut présenter au cours d'une année trois modes d'évolution. En été c'est le bourgeonnement. Cette phase de l'évolution est toujours accompagnée par une stolonisation caractéristique. Un même individu peut donner, par ce processus, plusieurs jeunes Scyphistomes. Une deuxième phase d'évolution est la strobilation; elle s'accomplit toujours en hiver. Enfin la troisième est constituée par les kystes pédieux ou podocystes, qui pourront, à la suite d'une éclosion naturelle, redonner naissance à de jeunes Scyphistomes. La période de la formation des kystes pédieux est le plus souvent intercalée entre le bourgeonnement et la strobilation. On considère généralement que la croissance, de la fixation de la Planula à la strobilation, y compris le bourgeonnement et la formation de kystes pédieux, représente le cycle asexué; tandis que la strobilation et le développement ultérieur de la Méduse constituent le cycle sexué.

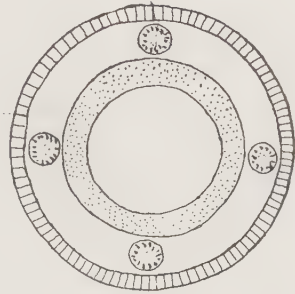


FIG. 4. — Coupe transversale schématique de la souche.

2. — Historique général

C'est M. Sars qui le premier avait étudié de 1829 à 1841, la relation génétique des Méduses avec les Scyphistomes, qu'il avait découverts, et auxquels il donna ce nom (1835). Il a reconnu que le Scyphistome donnait naissance, par voie asexuée au *Strobila octoradia*, lequel se transformait à son tour en des Méduses libres. Le Scyphistome depuis lors a été considéré comme un stade larvaire de la Méduse.

En 1894 EHRENBURG avait décrit les premiers stades du développement de l'*Aurelia*, et un peu plus tard, en 1835, Sven LOVEN a constaté aussi que des Méduses se détachaient des tiges des Campanulaires. En 1842, STEENSTRUP a publié un ouvrage remarquable, dans lequel il avait essayé d'établir un cycle d'alternance des générations sexuées et asexuées en se servant des données déjà anciennes de CHAMISSE pour les Salpes.

En 1845, DUJARDIN a constaté la formation sur un petit hydraire du genre *Stauridium*, de Méduses auxquelles il donna le nom de *Cladonema*. Celles-ci, mises en liberté, présentent dans leur ectoderme des œufs ronds. Ceux-ci une fois pondus et fécondés, donnent naissance à de jeunes *Stauridium*. DUJARDIN a élucidé aussi la question de l'origine du Scyphistome

en mettant ainsi le dernier chaînon à la chaîne qu'avaient commencée Sars et Loven.

L'espèce *Chrysaora hysocella* a été créée en 1809 par Péron et Lesueur ; P. J. van Beneden a décrit en 1866 les Méduses de *Chrysaora*.

En 1877 Claus a étudié l'évolution du Scyphistome de *Chrysaora hysocella* et d'*Aurelia aurita*. Il nous apprend que c'est la seule espèce hermaphrodite. Il a décrit le développement de l'œuf depuis le stade morula jusqu'à Planula, puis il a observé l'évolution du Scyphistome en Ephyra par l'intermédiaire de la strobilation.

De 1880 à 1882 Hæckel, en étudiant l'évolution des Méduses, a cité à diverses reprises l'espèce *Chrysaora hysocella*.

En 1885 Gætte (A.) dans ses travaux sur le développement de *Aurelia*, *Pelagia* et *Chrysaora* a donné les conclusions suivantes : 1^o la cœlogastrula des Scyphonoméduses est réalisée par une immigration de l'endoderme dans la cavité de segmentation ; 2^o le pharynx et l'œsophage sont constitués exclusivement par une invagination de l'ectoderme ; pour cette raison les Scyphoméduses se rapprochent beaucoup des Anthozoaires ; 3^o l'Éphyra, provenant de la métamorphose du Scyphistome, a la même constitution du pharynx que le Scyphistome. Gætte attribuait à cette invagination ectodermique non seulement la formation du pharynx, mais encore celle d'une partie des poches gastriques et de leurs dépendances. Ces observations furent bientôt confirmées par une de ses élèves I. Hyde (1894).

Les recherches plus récentes de Hein (1900, 1903), Friedemann (1902), Hadzi (1907) et Héric (1907) faites sur les mêmes espèces qu'avait étudiées Gætte, arrivent à une tout autre conclusion. D'après ces auteurs il n'y a pas d'invagination ectodermique, mais une simple rupture qui se produit dans la région orale. Le pharynx et l'œsophage sont donc exclusivement endodermiques. Cette opinion est d'ailleurs d'accord avec celle de Claus.

En 1907 Héric a étudié la strobilation de *Chrysaora hysocella* et a signalé que le pharynx de l'Éphyra était aussi endodermique.

En 1906 E. Hérouard avait découvert sous les disques pédieux des Scyphistomes, à la station biologique de Roscoff, des kystes pédieux qu'il considérait comme des statoblastes.

En 1909 Hadzi a signalé l'existence de ces mêmes formations sous les soles pédieux des mêmes espèces de Scyphistomes.

Hérouard, dans la même année, a donné un schéma du cycle évolutif de l'espèce, en ajoutant le processus nouveau constitué par ces statoblastes et lui donnant le nom de cycle *tæniolhydra*.

En 1911, Hérouard a étudié le pharynx et les tonofibrilles du Scyphistome. Il a signalé la formation de pseudoplanulas par des tentacules

de Scyphistome à la suite de la dépression provoquée par la suralimentation. Il a constaté en 1920, l'existence de monstres doubles chez les Scyphistomes.

En 1920, Ch. PÉREZ a publié un travail sur l'élevage, la poussée des tentacules et signalé quelques monstruosité. L'année suivante HÉROUARD a noté l'existence de la bistrobilisation chez les Scyphistomes âgés et a étudié en détail morphologie de la strobilation et la chute des tentacules.

Ch. PÉREZ, en 1922, a étudié la stolonisation, le bourgeonnement du Scyphistome, il a décrit la formation des bourgeons et la poussée de leurs tentacules.

En 1925 (M. et Mme G.) TEISSIER ont étudié la croissance embryonnaire de *Chrysaora hysocella*. Dans la même année ils ont poursuivi leurs recherches en étudiant le développement de jeune Scyphistome et l'ordre de la poussée des tentacules.

En 1927, OKADA, en étudiant l'origine de l'endoderme des Discorèmes, a étudié aussi celui de *Chrysaora hysocella*.

Plus récemment encore (en 1929) G. TEISSIER a repris l'étude de la croissance embryonnaire de *Chrysaora hysocella*. Ses travaux se subdivisent en trois parties : étude morphologique du développement embryonnaire, étude chimique des planulas et en outre, examen de quelques caractères principaux de la croissance embryonnaire.

En ce qui concerne l'étude cytologique de l'œuf et de son développement il faut signaler les travaux de M. PARAT (1928). En employant la méthode convergente, PARAT a étudié les relations entre la vitellogenèse et le vacuome. Il a montré que les grains vitellins étaient formés par la condensation des vacuoles et que ces dernières disparaissaient vers la maturité.

Pour ne pas alourdir outre mesure l'histoire de la question j'arrête ici mon exposé, au cours duquel je me suis borné à citer très sommairement les faits les plus importants. Certains chapitres comporteront des aperçus historiques, et donneront des renseignements complémentaires.

3. — Matériel et élevage

Les Scyphistomes que j'ai utilisés comme matériel d'étude ont été récoltés exclusivement à la station biologique de Roscoff. Les Scyphistomes de grande taille et âgés qui m'ont rendu de grands services provenaient des bacs où M. E. HÉROUARD les avait conservés depuis longtemps. Grâce à la transparence de la paroi de ces bacs j'ai pu récolter soigneusement ces Scyphistomes sans troubler leur attitude normale. J'ai obtenu ainsi souvent des individus soit avec leurs stolons à tous les stades

du bourgeonnement, soit des strobiles, à la saison favorable, et quelques autres encore, avec des statoblastes sous leur disque basal.

Pour effectuer la récolte, je dégageais légèrement avec une aiguille lancéolée la ligne de soudure du corps avec la paroi du bac, sans toucher aux tentacules. Après que j'eusse répété plusieurs fois la même opération tout autour du disque pédieux, l'animal commençait à se détacher et finissait par flotter en pleine eau grâce à ses tentacules longs et étalés. Sans ces précautions il se serait contracté en boule et serait rapidement tombé au fond où il se serait confondu avec des débris et dépôts variés qui se trouvent souvent dans les bacs. Au moment où le Scyphistome flottait encore je le récoltais sans difficulté à l'aide d'une pipette à large orifice et le mettais dans un cristalliseur ou mieux encore dans une boîte de Pétri. J'ai préparé, en outre, une cuvette carrée dont le fond et les autres faces intérieures étaient recouverts par des lames de verre. Les Scyphistomes récoltés étaient transportés soigneusement à l'aide d'une pipette, dans cette cuvette et celle-ci placée dans un aquarium à eau courante. Après six ou sept jours les Scyphistomes se fixaient çà et là sur les lames comme ils étaient fixés auparavant aux parois du bac. Ceux qui sont munis d'un stolon se fixent plus tôt ; par contre pour ceux qui ont à leur base un ou plusieurs statoblastes, la fixation est beaucoup plus tardive et précaire. Les Scyphistomes ainsi fixés sur les lames sont tout prêts pour être transportés au loin. Pour les emporter à Paris, j'ai mis ces lames dans des tubes de Borrel, par trois ou quatre dans chaque tube suivant leur grandeur. Ces tubes étaient naturellement remplis d'eau de mer et bien bouchés pour éviter les chocs pendant le transport.

Quant à l'élevage au laboratoire, il est facile : on n'a qu'à mettre les lames dans une cuvette quelconque remplie d'eau de mer et de placer au fond quelques algues calcaires (*Lithothamnion*) pour éviter la tendance du milieu à devenir acide. J'ai placé toujours les lames dans une position verticale pour rendre aux Scyphistomes leur allure naturelle. J'ai utilisé pour leur nourriture des débris de divers tissus, comme Ch. PÉREZ et E. HÉROUARD l'ont déjà signalé : gonophores de *Tubularia*, ovaire d'Oursin, intestin de *Ciona*, foie de divers Mollusques ou Crabes et surtout foie de veau. L'intervalle entre les repas artificiels était de dix à vingt jours. La nourriture est broyée ou coupée en petits morceaux, portés à l'aide d'une aiguille non métallique (en bambou ou en plume d'oie) au voisinage des tentacules ; on laisse le Scyphistome les saisir et les amener à sa bouche. Je ne changeais pas l'eau tant qu'elle restait limpide et sans odeur. La cuvette était toujours placée à l'abri de la lumière et de la poussière.

Si la récolte des Scyphistomes est facile sur la paroi des bacs, elle l'est

beaucoup moins sur la tunique des Ascidies. Dans ce dernier cas, les tonofibrilles, à l'aide desquelles le Scyphistome se fixe sur la lame chitineuse qu'il a sécrétée, adhèrent très solidement à la tunique. Je coupais toujours un fragment de la tunique où les Scyphistomes étaient fixés et je les récoltais de cette façon.

Les Scyphistomes élevés sur lame sont commodes pour les observations à l'état vivant, surtout en ce qui concerne la formation des kystes pédieux. Observés par transparence par l'autre face de lame, ils permettent de suivre de très près les divers stades du développement de ces kystes. En revanche ceux qui étaient élevés sur des tuniques d'Ascidies, étaient commodes pour étudier la fixation des tonofibrilles, surtout au sommet des stolons.

Les Scyphistomes n'aiment pas la lumière. Dans mon élevage ils étaient toujours tenus à l'abri de celle-ci. La température ne doit pas dépasser $+20^{\circ}$ ou descendre au-dessous de $+10^{\circ}$; au delà de ces limites de température les Scyphistomes n'accomplissent pas leur évolution habituelle ; ce sont surtout le bourgeonnement et la strobilation qui sont compromis, bien que les animaux puissent résister à une variation plus grande de température.

4. — Technique histologique

Je tiens à indiquer avec quelques détails les procédés dont je me suis servi au cours de mes recherches sur les divers stades d'évolution du Scyphistome, car ces procédés un peu spéciaux en ce qui concerne les techniques histologiques, pourront peut-être rendre des services à ceux qui voudront reprendre la question.

L'observation à l'état vivant est souvent faite au microscope. La lame sur laquelle les Scyphistomes étaient élevés est placée dans une boîte de Petri remplie d'eau ; de cette façon on peut aussi observer la fixation de Planulas et leur développement. Pour suivre l'évolution du kyste pédieux la lame est retournée et posée sur deux autres lames, formant cales, l'animal à examiner se trouvant sur la face inférieure de la lame. Pour les Scyphistomes de petite taille et fixés sur une lamelle, on les examine simplement en plaçant cette lamelle sur une lame excavée dont la petite cuvette est remplie d'eau.

1^o COLORATION VITALE

Tous les phénomènes cytologiques ont été étudiés par la coloration vitale. Les colorants que nous avons utilisés de plus souvent sont le rouge neutre, le vert Janus, bleu de méthyle et le violet dahlia. Le rouge neutre

et le vert Janus, que j'ai utilisés étaient dissous dans de l'eau de mer. Employé seul, le rouge neutre avait une concentration de 1/1000 à 1/10.000. L'opération est très simple : on transporte le Scyphistome dans un verre de montre rempli d'eau de mer, on met trois ou quatre gouttes de la solution de colorant, on couvre avec un autre verre de montre et on met à l'obscurité. La durée doit être assez longue : quatre à six heures. Pour mettre en évidence les vacuoles chromophiles de faibles dimensions nous avons utilisé une concentration dix fois plus faible et une durée de 12 heures environ.

Pour étudier les vacuoles élaboratrices nous avons souvent employé simultanément le rouge neutre et le bleu de méthyle. Nous avons noté que ces deux colorants ont une affinité légèrement différente vis-à-vis des vacuoles destinées à un rôle d'élaboration et de celles qui ont un rôle de digestion intracellulaire. Grâce à cette propriété, avec une concentration différente, nous parvenions souvent à colorer séparément ces deux genres de vacuoles. L'animal à colorer était dans un verre de montre contenant 5 centimètres cubes d'eau de mer. Nous y ajoutons deux gouttes de bleu de méthyle et quelques traces de solution de rouge neutre afin que l'eau ait une teinte seulement bleuâtre. La coloration est prolongée de 12 jusqu'à 24 heures, suivant la taille de l'animal étudié. La préparation bien réussie donne une coloration élective très nette par le bleu et par le rouge.

Pour étudier la polarité de certains éléments cellulaires nous avons utilisé une autre combinaison de colorants vitaux : le rouge neutre et le vert de méthyle acétique : le premier pour colorer les éléments vacuolaires et le second pour colorer les noyaux. L'animal est préalablement coloré par le rouge neutre seul, puis comprimé, sous le microscope, entre lame et lamelle. Le vert de méthyle à peine acidulé d'une trace d'acide acétique et à la concentration de 1/1.000, est instillé par un bord de la lamelle, de sorte que la solution de colorant passe lentement dans la préparation. On suit au microscope, car la coloration ainsi obtenue est très instable ; elle n'a qu'une durée de quelques minutes, après quoi la teinte rose des vacuoles devient de plus en plus lilas et violette. Mais on peut la fixer avec le procédé que nous indiquerons plus loin.

Nous avons employé aussi la double coloration vitale et post-vitale avec le rouge neutre et le vert Janus en ajoutant pendant quelques minutes une goutte de vert Janus sur l'animal préalablement coloré par le rouge neutre et disséqué ; puis on verse le colorant et on ajoute une goutte d'eau de mer. L'animal ainsi coloré est examiné au microscope après avoir été légèrement écrasé par la lamelle.

2° FIXATION APRÈS LA COLORATION AU ROUGE NEUTRE

Pour fixer les préparations colorées par le rouge neutre et surtout pour homologuer et comparer les vacuoles révélées par ce colorant et par les imprégnations métalliques nous indiquerons ici un procédé nouveau dont nous avons déjà signalé l'existence dans une note préliminaire (1930 *a*). Ce procédé consiste à faire la fixation et aussi la déshydratation après la coloration au rouge neutre. Toutes les opérations que nous avons décrites déjà sont faites sous le microscope. Les fixateurs employés sont des réactifs non alcooliques, parmi lesquels le liquide de Bouin-Hollande à acide trichlor et acétique est le meilleur. Il fixe bien le rouge neutre et quelquefois aussi le chondriome. La teinte rouge ou rose ainsi fixée peut résister à la déshydratation à l'alcool éthylique faible (à 70°, 80° ou 95° par exemple), mais elle se décolore rapidement sous l'action de l'alcool absolu. Pour éviter cet inconvénient l'emploi de l'alcool amylique est indispensable. Mais pour éviter la moindre décoloration du rouge neutre et pour que la déshydratation soit bonne, nous avons utilisé des mélanges d'alcool amylique avec de l'alcool à 80° ou à 95° puis une déshydratation définitive et prolongée à l'alcool amylique.

Nous avons utilisé ce procédé pour observer d'une part la déformation des vacuoles au cours de la fixation et de la déshydratation et d'autre part pour préciser la résistance de ces éléments aux agents de déformation, afin de savoir le comportement de leur contenu au cours d'une fonction physiologique, la digestion intracellulaire et l'élaboration des enclaves par exemple.

Après un emploi combiné du rouge neutre et du bleu de méthyle ou d'un colorant vital avec un colorant post-vital tel que rouge neutre avec vert Janus ou vert de méthyle acétique, les préparations peuvent être aussi étudiées par ce procédé.

3° EMPLOI DE L'ENCRE DE CHINE POUR L'ÉTUDE DU VACUOME

Nous avons déjà montré (1930 *b*) que l'emploi de l'encre de Chine pour la coloration à l'état vivant est un procédé excellent. C'est un colorant inoffensif même lors d'une action prolongée, et il colore exclusivement les vacuoles. Nous avons indiqué en détail le mode opératoire, nous nous bornerons donc à signaler seulement ici les résultats obtenus au cours de nos recherches.

Si le rouge neutre colore souvent uniformément les vacuoles d'élaboration et les vacuoles digestives, l'encre de Chine ne les colore que partielle-

ment. Son action est très lente ; elle nous permet de suivre de très près, au microscope, les phases successives d'une vacuole colorée par ce réactif. Une fois la vacuole imprégnée d'encre la teinte noire persiste très longtemps, contrairement à ce qui se produit avec le rouge neutre. Grâce à cette propriété, l'observation *in vitro* avec ce colorant est particulièrement commode.

C'est un colorant qui n'a rien à redouter des réactifs usuels, tous les fixateurs et les déshydratants le laissent inaltéré. Colorées par l'encre de Chine les coupes présentent une image propre et nette ; et peuvent à ce point de vue rivaliser avec les coupes les mieux réussies avec l'imprégnation métallique.

Nous avons également fait des coupes que nous avons colorées à l'hémalum, l'éosine et le vert lumière après l'action de l'encre de Chine. Elles étaient très démonstratives. Mieux encore nous avons réussi à colorer dans une même coupe le vacuome et le chondriome après avoir employé d'abord l'encre sur le vivant puis fixant au Zenker-formol et colorant, après post-chromisation, avec le réactif d'ALTMANN modifié par VOLKONSKY. Après une coloration prolongée avec ce colorant, les vacuoles petites et chromophobes se colorent aussi bien que les autres.

4° FIXATION ET COLORATION

La principale difficulté qu'on rencontre aux stades de la strobilation et du bourgeonnement, réside dans la contraction extrêmement rapide du Scyphistome. En effet, après avoir été plongé dans le liquide fixateur, le Scyphistome perd toujours sa forme naturelle : un Scyphistome strobilisé peut devenir une simple boule, dont les articles sont collés les uns aux autres. Pour parer à cet inconvénient nous avons anesthésié préalablement en ajoutant petit à petit quelques gouttes d'alcool. Puis nous plongeons brusquement dans le fixateur chaud.

Comme fixateur nous avons employé la plupart des liquides usuels en histologie ; cependant les fixateurs suivants nous donnent les meilleurs résultats :

Les liquides de BOUIN-DUBOSCQ, BOUIN-HOLLANDE et, pour étudier la strobilation, surtout le sublimé-acide azotique dont la composition est la suivante :

Sublimé à saturation	75 parties
Acide azotique	5 —
Formol à 40 pour 100.....	20 —

Nous avons employé aussi, pour l'étude cytologique, le liquide de FLEMING sans acide acétique et le liquide DIETRICH-PARAT, mais sans anesthésie préalable. La post-chromisation du Scyphistome est très délicate ; après des essais répétés, nous sommes parvenu à établir les précisions suivantes pour le fixateur de DIETRICH-PARAT. Pour un animal de taille moyenne, la fixation ne doit pas dépasser une durée de 2 heures ; tandis que la post-chromisation pendant 4 à 6 heures est préférable, au delà de cette limite la préparation serait souvent inutilisable.

Pour l'imprégnation argentique, c'est le fixateur de CAJAL additionné d'alcool et employé à la température ordinaire qui nous a réussi le plus souvent. Mais nous avons obtenu aussi quelques bons résultats avec le fixateur de GOLGI, à la température de 35°. L'avantage de ce dernier liquide est que la contraction de l'animal est souvent moins forte pendant la fixation. Quant à l'imprégnation on ne doit jamais la trop pousser ; au delà de 24 heures de séjour l'animal sera toujours trop imprégné. Pour cette raison, sauf dans l'étude de la digestion intracellulaire, nous avons imprégné un individu de taille moyenne de 20 à 24 heures, dans la solution de nitrate d'argent à 1 pour 100 à une quantité 5 centimètres cubes environ.

Le Scyphistome contenant dans ses tissus, une très grande proportion d'eau il est nécessaire, lors de la déshydratation, de passer insensiblement d'un alcool à l'alcool supérieur et d'éviter complètement le passage des pièces dans l'alcool absolu, dont l'action est trop brutale. Pour cela nous avons employé souvent le procédé suivant : passer les pièces de l'alcool 95° dans l'alcool à 97° puis les plonger dans l'acétone, l'alcool amylique, le sulfure de carbone ou l'essence de bergamote, qui supportent une certaine quantité d'eau sans se troubler.

L'inclusion doit être aussi rapide que possible et ne doit pas durer plus d'une demi-heure au maximum dans de la paraffine à 40° et 5 minutes dans de la paraffine à 50°. Le Scyphistome en voie de développement et les petites Planulas élevées sur lame sont fixés et déshydratés sur celle-ci. En la sortant du toluène je les enlevais soigneusement avec une aiguille lancéolée et les mettais directement dans la paraffine. Tandis que celles fixées sur un fragment de tégument d'une Ascidie sont incluses avec ce dernier.

Pour les Planulas libres et les kystes pédieux isolés leur manipulation à travers tous les liquides successifs, jusqu'à l'inclusion comprise, est beaucoup plus délicate. Il faut les placer alors dans un tube ayant un morceau d'étoffe pour fond (tube de CAULLERY) et passer ce tube dans tous les alcools, essences et paraffine. Pour étudier les phénomènes cytologiques de l'intérieur d'un kyste isolé, les coupes en séries ininterrompues sont nécessaires, mais difficiles à obtenir ; cette difficulté réside dans la présence

presque constante sur la coque chitineuse de nombreuses Diatomées qui déterminent sous l'action du rasoir de fines brèches qui déchirent les coupes. Pour cette raison j'ai utilisé parfois l'inclusion double collodion-paraffine. Les coupes ont été souvent collodionnées.

J'ai employé aussi souvent des frottis humides, surtout pour examiner les diverses enclaves cytoplasmiques. L'animal est écrasé soigneusement de façon à ce qu'il soit bien étendu en couche très mince sur la lame. Les fixateurs employés le plus souvent sont le liquide de FLEMMING sans acide acétique, de sublimé azotique, le Bouin-Hollande à acide trichloracétique, le Formol-Alcool, ou tout simplement l'alcool absolu.

Nous avons utilisé pour colorer les coupes les diverses colorations combinées usuelles en histologie : hématoxyline-éosine, safranine-picro-indigo-carmin, la coloration Hollande, la coloration de RAMON Y CAJAL et le Picrocarmin de RANVIER. Si ce dernier est médiocre pour l'étude cytologique il est excellent pour colorer la mésoglée, surtout pour des coupes de strobilation, dont la mésoglée est mince et pelotonnée d'une façon complexe ce qui la rend souvent invisible par les autres colorations.

Mais la coloration qui m'a donné les résultats les plus beaux et les plus démonstratifs est la coloration de HOLLANDE modifiée par moi au cours de mes recherches. Le processus primitif est une combinaison de Hemalun-magenta-orangé-vert lumière et les modifications que j'ai faites sont les suivantes : les pièces fixées pendant deux à trois jours par le Bouin-Hollande à acide trichloracétique ou deux heures par le sublimé azotique, passent à un lavage d'eau ordinaire pendant quelques heures. Pour les colorer je les plonge 24 heures dans l'Hématoxyline ferrique de REGAUD. Après la différenciation à l'aide de l'alun de fer je colore pendant 12 à 24 heures par l'éosine à 1 pour 100. Je les lave rapidement puis plonge pendant 5 minutes dans une solution aqueuse d'acide phosphomolybdique à 1 pour 100. Puis je les laisse séjourner également après un court lavage dans une solution aqueuse saturée d'orange G. Je laisse pendant quelques secondes dans de l'eau courante et je verse quelques gouttes de la solution aqueuse de vert lumière à 20 centigrammes pour 100.

Je laisse colorer pendant 15 à 30 minutes, puis je lave rapidement par l'eau distillée et je différencie par de l'orange G. Après un court lavage je déshydrate suivant le procédé indiqué plus haut.

Toute la technique précédente dérive aussi de la triple coloration de PRENANT modifiée par HOLLANDE. Pour la quatrième coloration j'ajoutais de l'orange G ; puis je mettais du vert lumière et enfin encore de l'orange G pour différencier les différentes parties colorées par le vert lumière. Le séjour prolongé dans de l'éosine suivi d'un traitement à l'orange G pendant 5 minutes est très important : il sert à différencier les différentes parties

et à colorer en même temps certaines enclaves. Le traitement pendant 5 minutes par l'acide phosphomolybdique sert à fixer l'éosine et à différencier la mésoglée. L'action prolongée du vert lumière sert non seulement à colorer la mésoglée, mais encore à donner une coloration nette aux grains vitellins. On a donc des colorations très différentes et très belles. C'est ainsi que les noyaux sont colorés par l'hématoxyline, le nucléole et les chromatines en noir ; le cytoplasma reste rose ; les grains éosinophiles rouges, les grains vitellins, les grains d'élaboration divers, la mésoglée et les divers grains des cellules glandulaires sont colorés en vert plus ou moins foncé ; enfin les grains chitineux en formation, les grains d'élaboration destinés à former les tonofibrilles ainsi que certaines enclaves sont colorés en rouge orangé ou même orange. C'est aussi une excellente coloration pour l'étude du développement des Nématocystes. Elle colore dès le début le produit de la vacuole cnidogène en vert et les filaments en voie de développement en rose ou rouge. Je colore aussi les cils vibratiles par cette même coloration en poussant plus loin la coloration de l'éosine (24 h.) et en différenciant par l'alcool à 96°. En sortant de ce dernier on plonge les lames dans l'alcool amylique pur pendant 10 minutes pour arrêter la différenciation et on traite encore une seconde fois par ce même réactif pour éliminer les traces de l'alcool éthylique et de l'acide phosphomolybdique.

Parmi les techniques mitochondriales nous avons employé la méthode de REGAUD et d'ALTMANN modifiée par VOLKONSKY. C'est cette dernière qui nous a donné d'excellents résultats. Pour l'imprégnation à l'osmium nous avons utilisé le procédé de SJÖVALL. Pour étudier les phénomènes cytologiques des cellules endodermiques au cours de la digestion, l'imprégnation à l'argent ou à l'osmium est souvent très longue ; 4 à 6 jours pour l'imprégnation à l'argent et 12 à 15 jours pour celle à l'osmium.

En ce qui concerne les phénomènes histochimiques, nous avons étudié surtout la graisse et le glycogène. Pour la graisse, en étudiant à l'état frais, nous avons employé le rouge neutre, le bleu de Nil et le Soudan^{III}. Après la fixation avec les fixateurs de CHAMPY ou de BENOIT nous avons pu étudier les graisses noircies par l'osmium. Pour le glycogène, la fixation faite soit dans l'alcool absolu soit dans le CARNOY sans acide acétique, suivie d'une coloration au Carmin de BEST ou à la gomme iodée ; soit dans l'alcool à 80°. Dans ce dernier cas, après inclusion à la paraffine, les coupes étaient étalées sur la solution de Lugol pour déceler le glycogène et montées dans l'huile de vaseline.

II. — HISTOLOGIE DU SCYPHISTOME

1. — Cellules, éléments cytoplasmiques et tissus

L'étude histologique du Scyphistome n'a été faite que rarement jusqu'ici, C'est une étude assez difficile, non seulement à cause de la petitesse des cellules, mais aussi par suite de la complication des phénomènes cytologiques. En revanche le scyphistome est un matériel excellent pour réaliser quelques observations et expériences intéressantes. L'animal pourra être observé entièrement au microscope sous l'action d'une compression légère de la lamelle. A cause de la grande transparence et de l'absence de pigments les observations peuvent s'effectuer dans des conditions très diverses. Les observations topographiques et cytologiques peuvent aussi être réalisées dans une même préparation ; on n'aura qu'à écraser légèrement après l'étude topographique. Nos recherches cytologiques ont été faites principalement à l'état vivant à l'aide de divers colorants vitaux. Les résultats ont été comparés à ceux obtenus avec les préparations fixées et surtout avec les fixations opérées le sous microscope. Comme nous avons étudié le cycle évolutif complet du Scyphistome, de ses tissus et diverses cellules ainsi que de leurs enclaves, nous pourrons suivre de près les diverses étapes de l'évolution cytologique, l'origine et la transformation des éléments. Nous décrirons ici successivement en détail tous ces phénomènes.

A) CELLULES ET ÉLÉMENTS CYTOPLASMIQUES

Les cellules du Scyphistome ont les caractères fondamentaux suivants : elles sont incolores, munies presque toutes d'un ou deux cils vibratiles ; elles possèdent une membrane mince, peu résistante, qui quelquefois fait défaut et donnent alors des syncytiums. Elles ont une teneur en eau très grande : dans certaines régions de grandes vacuoles d'eau occupent la plus grande partie du contenu des cellules. Celles-ci ne sont généralement pas spécialisées à une fonction bien déterminée ; presque toutes, en effet, sont capables de réaliser les fonctions les plus diverses.

On rencontre cependant des cellules spécialisées, telles que : cellules vacuolaires, cellules sécrétrices, cellules glandulaires, cellules neuro-épithéliales et cellules musculaires. Avant de les examiner séparément nous nous bornerons d'abord à l'étude de la constitution générale des cellules et des enclaves qu'elles possèdent.

1^o CYTOPLASMA ET MEMBRANE CELLULAIRE

Le protoplasma présente un aspect très homogène à l'état vivant. On ne peut y distinguer, au point de vue morphologique, le deutoplasma

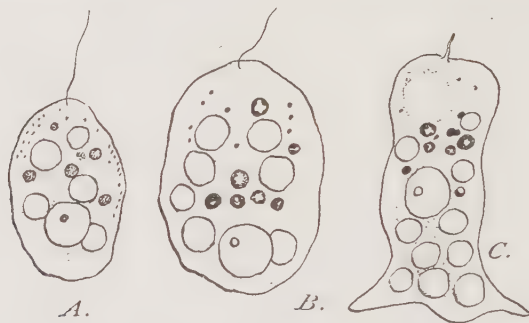


FIG. 5. — Cellules endodermiques et ectodermiques : A, cellule endodermique observée d'après les doubles colorations du rouge neutre et du vert jaune, les vacuoles et les mitochondries occupent chacun une région cytoplasmique différente ; B, cellule endodermique colorée par l'encre de Chine ; C, cellule ectodermique imprégnée par le même réactif, le cil est fort rétréci par le fixateur.

du cytoplasma : mais les phénomènes physiologiques nous montrent qu'il y a une différence, quant au métabolisme, entre le cytoplasma périphérique et celui qui est resté à proximité du noyau. Tous les éléments cellulaires restés dans le cytoplasma périphérique sont à l'état de repos, tant au point de vue de la sécrétion qu'au point de vue de l'élaboration. Cependant il n'y passe des transformations lentes comme par exemple la formation des grains chitineux. Quant à la région voisine du noyau, le cytoplasma y est toujours actif non seulement pour les fonctions les plus importantes, comme la digestion intracellulaire qui s'y accomplit, mais aussi pour les diverses élaborations telles que celle des grains de sécrétion, des grains de diastases, ou de ceux qui plus tard donneront naissance à des tono-

fibrilles, etc. Dans une cellule spécialisée pour une fonction physiologique déterminée il n'existe souvent pas de différence entre le cytoplasma de ces deux régions. Ceci est dû au fait que le cytoplasma central est bien développé et dans ce cas toute la cellule est orientée vers le même genre de travail. Les cellules digestives, les cellules sécrétrices et les cellules glandulaires en sont des exemples.

Le cytoplasma peut aussi être réduit considérablement dans une cellule, quand cette dernière a un contenu renfermant beaucoup d'eau. C'est ainsi que dans les cellules vacuolaires, où les vacuoles d'eau occupent généralement la plus grande partie du territoire, le cytoplasma est toujours refoulé et relégué d'un seul côté; son activité physiologique est alors fort diminuée.

Les membranes cellulaires n'ont pas de caractères bien distincts de ceux du cytoplasma, si ce n'est une réfringence légèrement plus grande. Leur présence n'est même pas constante dans les tissus en voie de développement. On rencontre par conséquent très souvent des syncytiums. Ce qui nous permet de croire que la membrane n'est qu'une condensation momentanée du cytoplasma périphérique par suite de sa moindre activité de métabolisme. Mais une fois formée et chargée secondairement d'un rôle bien déterminé, la membrane peut persister longtemps et même atteindre une épaisseur plus grande. C'est le cas de la membrane des cellules des tentacules, du péristome et du sommet des stolons.

Un syncytium peut être transitoire (tissus en formation) ou permanent (régions centrales des ténioles). Malgré l'absence de membrane le cytoplasma présente aussi des différences régionales au voisinage immédiat ou à distance du noyau (fig. 6). Dans un syncytium transitoire on constate un ensemble d'éléments vacuolaires et mitochondriaux; au contraire un syncytium permanent présente un cytoplasma plus homogène et moins réfringent. Plus la distinction est nette plus la formation de la membrane est proche. La membrane est donc formée, dans ce cas, par le cytoplasma périphérique et le remplace entièrement dans les cellules dont le fonctionnement physiologique est toujours actif.

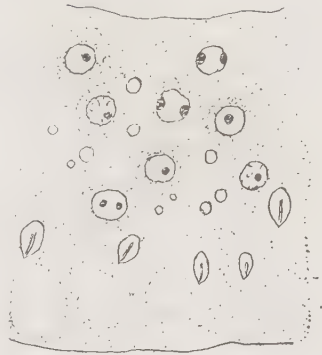


FIG. 6. — Endoderme d'un jeune scyphistome, dont les cellules sont toutes en voie de multiplication et constituent ainsi un syncytium. On remarque que le cytoplasme présente un aspect différent au pourtour du noyau que les autres.

2^o ÉLÉMENTS CYTOPLASMIQUES

Nous parlerons ici, d'abord, des éléments cellulaires formés directement par le cytoplasma, qui sont : le vacuome et le chondriome. Nous étudierons plus loin les enclaves dérivées de ces deux éléments.

Vacuome. — En prenant un Scyphistome coloré préalablement par un colorant vital tel que le bleu de méthyle et surtout le rouge neutre et en le pressant entre la lame et la lamelle, on constate, dans toutes les cellules, l'existence d'éléments vacuolaires, qui se colorent d'une façon

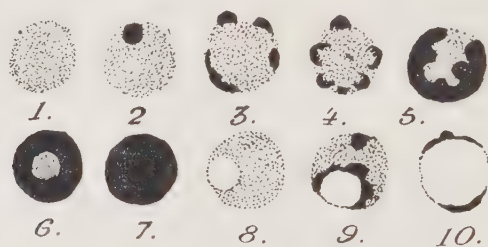


FIG. 7. — Vacuoles des cellules endodermiques : 1, colorée par du rouge neutre ; 2, commencement de la pénétration de l'encre de Chine ; 3, 4, 5, 6, stades successifs d'absorption de l'encre de Chine ; 7, vacuole remplie entièrement par l'encre ; 8 et 9, vacuoles ayant au sein un corpuscule d'élaboration ; 10, corps d'élaboration entouré encore par une quantité de contenu vacuolaire.

plus ou moins intense par ces réactifs. On peut aussi révéler l'existence de ces éléments à l'aide d'autres techniques histologiques, de l'imprégnation métallique par exemple. Ils ont des formes plus ou moins sphériques, à diamètre variable et se trouvent en suspension dans le protoplasma, soit immédiatement sous la membrane cellulaire, soit au voisinage du noyau (fig. 5). Suivant la fonction physiologique, dont la cellule est le siège, ces éléments peuvent changer de dimensions, de position, et de colorabilité. On peut ainsi subdiviser les vacuoles en deux catégories respectivement liées à la sécrétion et à l'élaboration. Les premières (fig. 7, a-g) se trouvent surtout dans l'endoderme et jouent un rôle important dans la digestion intracellulaire ; elles accomplissent au cours de la digestion une évolution en cycle complet. Les secondes (fig. 7, f-g) plus fixes de position, se trouvent en abondance dans les cellules des filaments gastriques et dans l'ectoderme. Elles sont liées à l'élaboration des enclaves, et ont une évolution lente, simple, invariable

et surtout irréversible. Étant donné que les vacuoles digestives ont toujours un contenu homogène, elles présentent une forme souvent sphérique ; celle-ci ne change que sous l'influence des agents techniques tels que les fixateurs et les déshydratants. Ce changement est surtout notable lorsque les vacuoles atteignent des dimensions plus grandes, car leur résistance est alors diminuée. Pour cette raison les vacuoles de grandes dimensions ne sont jamais conservées sous leur forme naturelle après fixation et déshydratation, fait que nous avons déjà signalé (1929, e). Nous verrons dans un des chapitres suivants que les cellules des filaments gastriques ont une fonction de sécrétion extracellulaire au cours de la digestion. Leurs vacuoles ne présentent pas de phases évolutives, actives, mais elles ont un rôle dans la formation des grains de sécrétion. Leur relation avec ces grains déjà formés ou en voie de formation, est incontestable, ce qui est démontré par les colorations vitales, et par les imprégnations métalliques. C'est d'ailleurs un des phénomènes vacuolaires les plus faciles à observer, à cause de la moindre variation morphologique. C'est cette catégorie de vacuoles, qui est toujours mieux conservée dans les préparations fixées et imprégnées. Leur forme primitive et les formes intermédiaires au cours de l'élaboration sont comparables à celles qu'on a trouvées dans les éléments sexuels et les cellules sécrétrices de plusieurs animaux étudiés. Ces vacuoles possèdent une colorabilité plus grande vis-à-vis des colorants vitaux lorsqu'elles sont encore jeunes. Cette colorabilité disparaît totalement ou partiellement lorsque l'élaboration est achevée. Suivant l'état de l'élaboration et leurs positions relatives par rapport aux grains élaborés, ces éléments présentent des formes diverses déjà visibles à l'aide de la coloration vitale. On voit en effet, souvent, des formes en croissant dont la face concave reste incolore et réfringente, ou bien des formes lenticulaires biconcaves dont les deux cupules contiennent les grains élaborés (fig. 11). Ces formes peuvent être très bien conservées malgré l'action des agents fixateurs et déshydratants. Elles sont conservées aussi quelquefois dans les préparations faites par des techniques mitochondriales. Il semble qu'elles ont un contenu plus compact et ont, pour cette raison, une résistance plus grande. Elles ont une polarité assez nette, et, comme les autres vacuoles sécrétrices, elles sont souvent localisées dans la zone de l'appareil de Golgi. La plupart de ces éléments ont une évolution irréversible, ils disparaissent dans la protoplasma au moment où le travail de l'élaboration est achevé.

Les vacuoles digestives, éléments vacuolaires très importants au point de vue cytologique, seront étudiées en détail dans un autre chapitre. Les vacuoles excentriques et de petite taille correspondent aux dicyosomes, tandis que les vacuoles de grande taille et chromophiles représentent l'appareil de Golgi classique. Ces faits ont été constatés par des obser-

vations directes que nous avons faites à l'aide d'un procédé décrit plus haut. Ces vacuoles ont toujours une évolution réversible. Leur contenu se renouvelle constamment par la circulation en sens inverse des substances nutritives et du protoplasma, élaboration lente qui ne leur permet pas d'avoir une forme définie. Le changement de position au cours de l'activité cellulaire ne leur permet pas non plus de présenter une polarité aussi nette que celle des cellules des autres régions. L'augmentation considérable de la taille des cellules digestives après absorption d'une certaine quantité d'aliments a aussi une influence importante sur le changement de position des vacuoles. Tout cela rend ces éléments distincts des autres vacuoles, mais les uns et les autres ont, en réalité, la même origine et possèdent les mêmes caractères fondamentaux ; autrement dit il n'y a qu'une seule sorte de vacuoles.

Dans les cellules ectodermiques les vacuoles accomplissent un travail d'élaboration très varié suivant le rôle physiologique des cellules. Dans les cellules ectodermiques du disque pédieux, les vacuoles produisent les grains qui deviennent à leur tour du tonofibrilles. Les cellules glandulaires sont nombreuses dans l'ectoderme de l'éphyrum et ont aussi un vacuome actif. Dans les couches inférieures de l'ectoderme on trouve souvent de nombreux nématocystes jeunes dont la plupart sont englobés chacun dans une vacuole énorme ; ces dernières ont un contenu fluide coloré en rose ou rouge brique, suivant la taille, et poursuivent leur évolution au sein d'une vacuole. Enfin dans les cellules ectodermiques du péristome, des tentacules et du pharynx il existe des vacuoles, qui sont destinées à élaborer des grains de substances de réserve. L'élaboration est encore plus lente chez ces éléments et il n'est pas rare de rencontrer à leur intérieur des corpuscules à contours divers et ne se colorant pas au rouge neutre. Ces corpuscules ne se séparent pas des vacuoles. Dans un autre genre d'étude, celle de la translation des substances digérées et colorées, nous verrons que ce sont des substances digérées, mélangées au contenu des vacuoles et transformées par ces dernières en substances de réserve, qui seront utilisées directement par la cellule qui les contient.

Au cours de la division cellulaire les vacuoles sont généralement à l'état de repos, c'est-à-dire qu'elles ont des dimensions faibles et un contenu homogène. Elles se dispersent à la périphérie de la cellule de sorte que, après la division, chaque cellule-fille possède une quantité à peu près égale de vacuoles. Ce fait s'observe tant au cours du développement de l'œuf que dans les individus, qui sont en train d'accomplir une reproduction asexuée, le bourgeonnement par exemple. Dans ces cas les cellules sont pourvues de substances nutritives, le fonctionnement physiologique de la cellule est très actif, tandis que les vacuoles tant sécrétrices qu'élaboratrices

sont toutes devenues inactives. La division du travail physiologique ne commence qu'après l'achèvement du développement individuel. C'est pour cela qu'on observe difficilement des vacuoles dans les cellules avant le stade de Planula.

Les vacuoles peuvent aussi se produire spontanément dans la cellule ; mais nous n'avons observé ce phénomène que dans les cellules digestives. Ce sont de petites vacuoles qui augmentent en nombre à la périphérie de leur cellule. Nous n'avons jamais observé la division des petites vacuoles, ce qui nous permet de dire qu'après une digestion intracellulaire active, avant ou pendant la division cellulaire, le protoplasma est capable de donner naissance aux petites vacuoles, dont le rôle physiologique ne se différencie qu'au moment où la cellule acquerra elle-même un fonctionnement actif.

Chondriome. — Les mitochondries, que nous avons observées dans les cellules du Scyphistome, ont une évolution beaucoup moins compliquée et moins variable que les vacuoles. Elles se trouvent souvent sous forme de grains dispersés dans le protoplasma, sans manifester de localisation significative. Dans les cellules ectodermiques, les chondriocotes en filaments assez longs sont colorés à l'état vivant très visiblement par le violet dahlia et le vert Janus (Pl. I, fig. 4, m). Ils sont situés généralement au voisinage du noyau, tandis que les grains se trouvent souvent à la périphérie de la cellule. C'est dans les cellules des filaments gastreaux et les cellules pharyngiennes, que les mitochondries sont les plus nombreuses. Par contre dans les tentacules ces éléments sont relativement rares. Il semble que les mitochondries sont les formes actives et, peut-être, les plus jeunes de ces éléments ; on constate souvent leur concentration sur la face profonde de la cellule dans les environs des grandes vacuoles et des enclaves de substances digérées. Elles sont attirées par les milieux nutritifs, mais ne participent pas directement aux fonctions physiologiques actives de la cellule. Leur comportement au cours de la digestion intracellulaire, en est bien la preuve, comme nous le verrons plus loin. Les formes diverses de ces éléments représentent bien les stades successifs de leur évolution. On ne trouve jamais de formes filamenteuses dans les cellules d'une blastula ou d'une gastrula. Les mitochondries sont, pendant cette période, sous forme de grains et situées toutes sous la face libre de la cellule. Ce n'est qu'à partir de la différenciation de l'ectoderme, que les formes filamenteuses font leur apparition. Dans ces cellules ces éléments présentent souvent la forme de filaments et aussi de chapelets de petits traits. Ils se distinguent d'autant plus que leur répartition est différente : les mitochondries sont situées sous la face libre de la cellule ; les chondriocotes se trouvent aux environs du noyau tandis que les formes intermédiaires sont dispersées

entre ces deux régions (Pl. III, fig. 6). Mais il est rare que toutes ces formes coexistent dans une même cellule. C'est ainsi que dans les cellules de l'ectoderme, de l'éphyrum elles se présentent sous forme de grains et en filaments ; dans la souche elles ont la forme de filaments, tandis que dans l'endoderme on trouve surtout des mitochondries (Pl. III, fig. 6). Ce qui précède nous permet de dire que dans les cellules dont le métabolisme est plus actif, les chondriomes ont la forme de grains ou de bâtonnets courts ; au contraire dans les cellules à métabolisme plus lent et moins important, elles sont filamenteuses. Dans des préparations ayant subi une

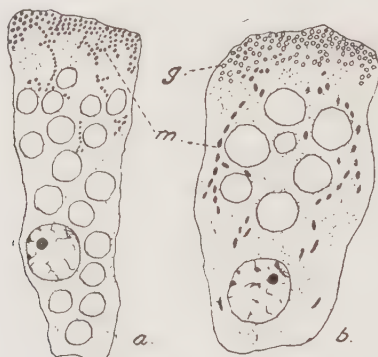


FIG. 8. — *a*, cellule ectodermique d'un Planula, les mitochondries restent à la périphérie de la cellule ; *b*, cellule ectodermique de la souche d'un jeune scyphistome ; les mitochondries sont sous forme de bâtonnet court, sous la face libre de la cellule se forment des grains de chitine.

imprégnation à l'argent plus poussée les mitochondries sont imprégnées en noir (Pl. III, fig. 6) et cette différence suivant les diverses cellules est bien manifeste.

En ce qui concerne le rôle physiologique des mitochondries, nous avons observé que ces éléments ne participent ni à la sécrétion, ni à l'élaboration. Mais par une évolution lente ces éléments peuvent être transformés directement en grains chitineux ou en myonèmes de cellules basales de l'ectoderme. Nous avons constaté en effet que les chondriocentes, que possèdent sous leur face libre les cellules ectodermiques d'une Planula, sont remplacés de plus en plus par des grains éosinophiles, lorsque cette Planula se fixe et se transforme en un Scyphistome (fig. 8). Un peu plus tard, ces grains se transforment à leur tour en grains chitineux et on ne trouve plus trace

de chondriocontes dans leurs environs. Nous reviendrons sur ce phénomène un peu plus loin. La formation des fibrilles sous-épithéliales a aussi une relation étroite avec les mitochondries des cellules formatrices. La première apparition de ces fibrilles dans le protoplasma présente un aspect fort semblable à celui que possédaient les mitochondries, qui y existaient jusque là et qui disparaissent en même temps que se forment les fibrilles.

3^o NOYAUX ET DIVISION CELLULAIRE

A l'état de repos les cellules du Scyphistome possèdent chacune un noyau unique. Mais elles peuvent aussi en avoir plusieurs, lorsqu'elles sont en voie de multiplication. Dans ce dernier cas, la cellule présente un aspect de Syncytium. Le noyau est toujours sphérique. Il a un contenu homogène à l'état frais ; à son intérieur seul le nucléole est reconnaissable grâce à sa plus grande réfringence. En l'examinant *in toto* après coloration par le vert de méthyle on distingue, à côté du nucléole, qui se colore en vert intense, des corpuscules irréguliers, colorés en plus ou moins foncé et qui sont tenus en suspension dans le suc nucléaire fluide et incolore. La même coloration, prolongée, peut révéler de plus en plus l'apparition d'un réseau fin et assez irrégulier. Cet aspect est d'ailleurs tout à fait comparable à celui que présente un noyau fixé. Ce dernier est très sensible aux colorants acides ou même basiques. On peut y distinguer, après la coloration, le nucléole, les réseaux et les corpuscules chromatiques.

Au début de la division cellulaire, on constate que c'est la chromatine qui en manifeste les premiers indices en se condensant en certains points des réseaux sous forme de sphérules peu nombreuses (fig. 9, *b*). Puis ces sphérules fusionnent en un petit corpuscule, qui reste dans le voisinage immédiat du nucléole (*c*). On constate en même temps que ce réseau devient de plus en plus invisible et que le nucléole se vacuolise en laissant une partie claire dans son centre (*d*). Le corpuscule chromatique unique ne tarde pas à se souder au nucléole vacuolisé de sorte qu'on ne reconnaît plus, au moins momentanément, son existence indépendante (*e*). On a ainsi, dans le noyau, un grand nucléole, qui reste au centre, tandis que le réseau de linine ne laisse subsister que quelques traces à la périphérie du noyau et que les environs du nucléole s'éclaircissent. Le noyau garde cet aspect assez longtemps. Une observation précise nous a permis de constater qu'il n'y avait pas, au début, de fusion intime entre la chromatine et le nucléole. Ce n'est qu'après ce long moment de non-activité du noyau que le contenu du grand nucléole devient de plus en plus homogène. Cette longue période préparatoire de la division permet à la chromatine et au nucléole de se mélanger plus intimement.

A partir de ce moment cette masse nucléaire s'allonge, puis s'étrangle au niveau de la zone équatoriale (*f*). La membrane nucléaire, s'étant agrandie, suit ce mouvement et prend une forme ovoïde. L'apparition d'un étranglement ne tarde pas à se produire sur cette membrane. Ce clivage est unique et équatorial (*h* et *i*). La division de la masse nucléaire en deux tronçons égaux (*g* et *h*) est une phase plus rapide. Les tronçons séparés émigrent aussitôt en sens inverse, de sorte qu'ils s'appliquent à deux pôles opposés de la membrane nucléaire. Puis les deux parties divisées du nucléole s'arrondissent et se déplacent de plus en plus vers la partie centrale des

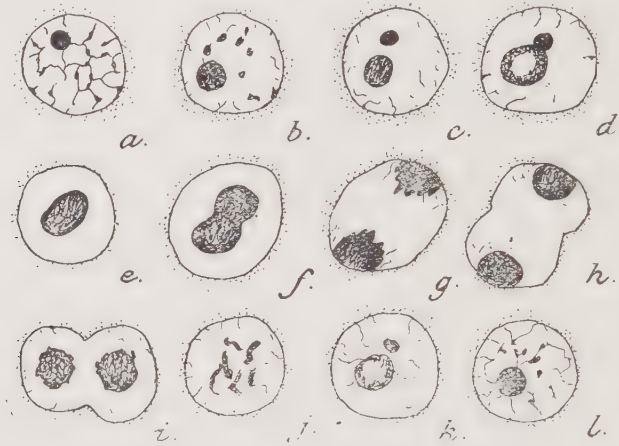


FIG. 9. — Stades successifs de la division d'un noyau de scyphistome : *b*, fusion de chromatine; *c* et *d*, vacuolération du nucléole; *e*, fusion du chromatine et nucléole; *f*, *g*, division de substance nucléo-chromatine; *h*, *i*, division du noyau; *j*, *k*, *l*, reconstitution de nucléole et la chromatine chez le noyau fil.

noyaux fils (*i*). Mais la séparation définitive de ceux-ci peut n'être effectuée que beaucoup plus tard lorsque l'état des nucléoles est devenu stationnaire. On voit souvent, à partir de ce moment, dans une cellule ou dans un syncytium des noyaux non séparés avec deux nucléoles volumineux. Une fois individualisés, les noyaux fils ne tardent pas à reprendre l'aspect intérieur du réseau primitif (*j*). Mais le nucléole et la chromatine ne reviennent à l'état de repos qu'après avoir passé par une série de transformations intermédiaires. On voit d'abord le nucléole fusionné avec la chromatine se vacuoliser de nouveau, puis la partie extérieure se fractionner en plusieurs masses (*j*) dont une partie se transforme en corpuscules de chromatine tandis que le reste formera le nouveau nucléole (*k*). On peut observer aussi, avant le retour à l'état de repos, que le noyau possède dans son intérieur

un nucléole et un petit corpuscule, qui présentent exactement le même aspect qu'ils avaient au début de la division.

Les dimensions du noyau en train d'accomplir la division, sont sensiblement plus grandes que celles du noyau au repos. La membrane du nucléole subsiste toujours. Au cours de la division le centre cellulaire n'est pas reconnaissable, ce qui nous fait penser que son existence est bien douteuse.

Les phases successives de la transformation du contenu du noyau, que nous avons décrites ici, peuvent être dans beaucoup de cas beaucoup plus simples. C'est, en effet, dans les tissus les plus différenciés, tels que les tissus pharyngien ou tentaculaire, que les phénomènes de division du noyau sont les plus simples ; dans ce cas la division de la cellule se réalise rapidement. Il n'y a là presque pas stade syncytial. En revanche dans les autres tissus, et notamment dans l'endoderme et l'ectoderme de l'éphyrum, les limites cellulaires restent souvent invisibles. Évoluant dans un milieu très riche en substances nutritives, les noyaux sont capables d'accomplir un travail de division plus compliqué.

Tout ce qui précède nous permet de dire que la division cellulaire chez les Scyphistomes est bien produite par un amitose, mais un amitose fort compliqué. Au surplus, cette complication varie suivant l'état physiologique de la cellule. Nous avons constaté que l'œuf d'un *Chrysaora* qui donnera naissance à un Scyphistome, se divise par mitose (Pl. I, fig. 13 à 17). Ce mode de division se maintient jusqu'au stade à huit ou même seize blastomères. A partir de ce moment la membrane nucléaire persiste au contraire pendant la division de la cellule. Mais le remaniement dont le noyau est le siège garde encore quelques traits de la mitose. La mitose vraie de l'œuf et la division directe complexe de la plupart des cellules endodermiques, nous laissent penser que les phénomènes qui se produisent dans le noyau au cours de la division cellulaire, ont toujours une importance comparable au point de vue physiologique. Dans l'ensemble du cycle évolutif d'un Scyphistome on rencontre dans le mode de division cellulaire tout une gamme de complexité qui se place entre les deux termes extrêmes. C'est aussi que l'on passe de la véritable mitose dans l'œuf et les blastomères à la plus simple amitose dans certains tissus en passant par tous les types intermédiaires. Cette variation morphologique est précisément liée à l'état nutritif des cellules ; ceci confirme donc l'idée de certains auteurs qui admettent que l'amitose est toujours dégénérative.

Chez un Scyphistome privé de nourriture pendant quelques semaines les noyaux, même ceux de cellules du fond de la cavité gastrale, ne présentent presque pas de phénomènes nucléaires complexes dans les cellules en voie de multiplication. Ce sont des noyaux à dimensions nettement réduites ; le réseau de linine reste invisible. Les rares divisions cellulaires s'effectuent

toutes par un simple étranglement du nucléole et du noyau. On trouve aussi dans ces tissus, des phases syncytiales, mais celles-ci proviennent au contraire de la dégénérescence des cellules, dont les membranes cellulaires disparaissent et donnent ainsi lieu à des fusions cellulaires, groupant plusieurs noyaux dans un cytoplasme fusionné. On conçoit donc comment un Scyphistome peut vivre dans un milieu pauvre en substances nutritives, et, privé de toute nourriture artificielle, peut subsister sans périr de faim, tout en présentant une réduction de taille. Dans ce cas les divisions de noyaux deviennent très rares ou cessent même complètement. L'aspect de l'intérieur des noyaux est très simplifié.

4^o CELLULES GLANDULAIRES

Au point de vue morphologique on peut subdiviser les cellules glandulaires du Scyphistome en deux catégories. La première est constituée par des cellules glandulaires granuleuses ; la deuxième a au contraire un contenu homogène. Toutes deux se distinguent des cellules sécrétrices, qu'on observe sur les filaments gastriques, aussi bien par leur rôle physiologique que par leur constitution morphologique et leur mode de formation. Les cellules sécrétrices sont des cellules chargées de grains de sécrétion mais qui gardent intégralement l'aspect et la structure d'une cellule ordinaire. Leurs noyaux ne subissent aucune transformation et sont éventuellement capables de se multiplier.

Par contre, les cellules glandulaires, aussi bien granuleuses qu'homogènes, sont des poches cellulaires dépourvues de protoplasma, celui-ci étant remplacé par des grains de sécrétion et possédant un noyau déformé, dégénéré et incapable de division.

Le contenu des cellules sécrétrices a un rôle d'excrétion extracellulaire bien déterminé. Ce fait est d'autant plus facile à constater que les grains diminuent ou augmentent de nombre au cours de la digestion extracellulaire. Les cellules glandulaires, au contraire, ont un rôle physiologique mal connu. Nous pouvons dire cependant qu'elles sont des éléments contenant des substances de réserve. Cette opinion est basée sur les faits suivants : au commencement de la strobilation ces éléments émigrent dans les régions dont les tissus sont en voie de développement et s'y vident de leur contenu ; de plus au début du bourgeonnement, le stolon prolifère est toujours riche en cellules glandulaires.

Ces cellules ont une évolution irréversible : une fois formées, elles ne reviendront jamais à l'état primitif. Même si elles ont vidé leur contenu, elles ne peuvent jamais le reconstituer. C'est encore un caractère qui les

distingue des cellules sécrétrices. Leur mode de formation est aussi différent et mérite une description détaillée.

Le point de départ de l'activité d'une cellule glandulaire est une vacuole d'élaboration. Comme nous l'avons vu une telle vacuole reste souvent dans la zone de l'appareil de Golgi ; elle a une forme sphérique et des dimensions relativement grandes. Le début de la sécrétion est marqué par une condensation du contenu de la vacuole qui se différencie en deux zones ; l'une périphérique et l'autre centrale (fig. 10, 1). La première est colorée en rouge par le rouge neutre, tandis que la seconde reste insensible vis-à-vis

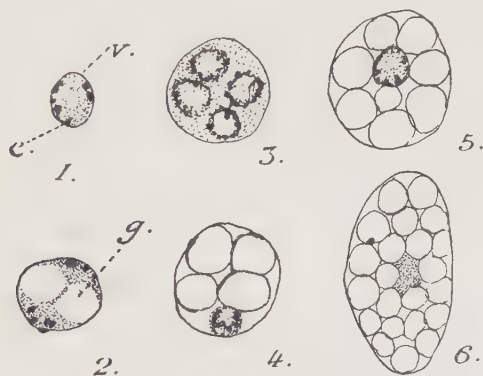


FIG. 10. — Poches glandulaires en formation.

Double coloration au rouge neutre et à l'encre de Chine : 1, 2, 3, 4, 5, 6, stades successifs de la formation : *v*, vacuole formatrice ; *c*, l'encre absorbée ; *g*, granules élaborés dans la vacuole. On remarque qu'à partir du stade (3) la poche possède une membrane propre.

de ce même colorant. Ce centre incolore constitue le premier du granule qui va se former au sein de la vacuole. Puis, à côté de lui, apparaissent bientôt un deuxième (fig. 10, 2) puis un troisième granule, de même forme, de mêmes dimensions et de même caractère de colorabilité (fig. 10, *g*). Par suite, le volume de la vacuole formatrice (fig. 10, *v. f.*) augmente, tandis que la partie de son contenu n'a pas été transformé en granules se ramasse en sphérules, qui se juxtaposent aux granules formés. Ces sphérules forment ainsi des vacuoles secondaires dans la vacuole primitive (fig. 10, 3 et 4). Les vacuoles secondaires restent au milieu des granules, lorsque la vacuole primitive cesse de croître ; et se dirigent vers la périphérie lorsque les granules augmentent encore de nombre. Elles s'accroissent jusqu'à remplir la plus grande partie de l'espace intérieur de la vacuole formatrice, qui dégénère en même temps. On a finalement une poche indépendante qui

s'intercale entre les cellules ordinaires. Une cellule glandulaire est donc, en réalité, une poche granuleuse provenant d'une vacuole d'élaboration. Au centre de cette poche il y a une tache irrégulière qui se colore autrement que les granules. Ce n'est pas le noyau, comme on le croit souvent à tort, mais c'est plutôt une vacuole secondaire qui possède, après une élaboration prolongée, un contenu différent du contenu primitif. C'est pour cette raison que les vacuoles secondaires sont toujours mieux fixées et faciles à colorer que les autres. Cette tache qui représente la vacuole après fixation, n'offre à aucun moment l'aspect d'un noyau, bien qu'elles se colorent intensément par l'hématoxyline au fer. En outre cette tache peut être imprégnée par le nitrate d'argent ou l'acide osmique ; mais à l'état frais elle se colore toujours en rouge par le rouge neutre.

Les granules que renferment les cellules glandulaires ont un contenu dense, très réfringent à l'état frais. Ils restent incolores au rouge neutre et au bleu de méthyle, se colorent en bleu pâle par le bleu de Nil et en jaune pâle par le Soudan III. Ils ont une grande résistance aux réactifs ordinaires et se fixent très bien par tous les fixateurs. Leur colorabilité est très variable suivant leur âge de formation ; ils peuvent être d'abord éosinophiles, puis se colorer intensément par le vert lumière ou présenter tous les stades intermédiaires, entre ces deux extrêmes. Une imprégnation prolongée à l'argent peut les révéler en noir. On peut trouver dans une même poche des granules présentant des colorabilités différentes.

Les cellules glandulaires homogènes (Pl. I, fig. 19) ont la même origine que les cellules granuleuses. La tache colorée en noir par le laque de fer à l'état fixé est due également au reliquat de la vacuole formatrice, car à l'état frais elle se colore aussi en rouge par le rouge neutre. Le contenu de ces cellules ne présente pas d'aspect granuleux, mais a plutôt une structure assez homogène. Une fois ces cellules formées leur colorabilité ne change jamais et elles se teignent uniformément par un colorant acide, surtout par le vert lumière. Leur colorabilité est d'ailleurs toujours la même que celle de la substance mésoglénne, dont elles ne diffèrent que par une compacité plus grande. Ce sont aussi des cellules migratrices au moment de la strobilation et du bourgeonnement ; elles ont évidemment un rôle physiologique autre que celui des cellules glandulaires granuleuses, bien qu'elles aient avec ces dernières une communauté d'origine.

5° CELLULES SÉCRÉTRICES

Ce sont des cellules destinées à former dans leur cytoplasma des grains de sécrétion. L'aspect des cellules sécrétrices jeunes ou qui viennent d'accomplir une sécrétion extracellulaire ne diffère guère de celui des cellules

ordinaires. Elles possèdent un noyau normal, un cytoplasma homogène et des vacuoles de diverses grandeurs. Mais dans une cellule sécrétrice en formation ou en état d'accumulation on voit en abondance dans le cytoplasma des grains de sécrétion, qui sont toujours situés sous la face libre de la cellule ou autour d'une grande vacuole. Cette dernière ne se colore pas à l'état vivant et est très difficile à conserver après la fixation. Elle a un contenu homogène et fluide, constitué vraisemblablement par un espace rempli du produit des grains et prêt à être expulsé du dehors.

Ces cellules se trouvent en abondance dans les filaments gastreaux et leurs régions basales ; on les observe très rarement dans les autres tissus.

L'étude de leurs relations avec les éléments cellulaires est importante en ce qui concerne l'origine des grains de sécrétion. Ces derniers sont mélangés souvent avec des mitochondries. Mais au cours de leur formation les éléments mitochondriaux ne présentent aucun changement de forme et il ne paraît y avoir aucune relation génétique entre eux et les grains de sécrétion. En revanche leur relation avec les vacuoles est très nette. Nous avons réussi à colorer différemment les vacuoles d'élaboration et les vacuoles digestives par une double coloration au rouge neutre et au bleu de méthyle (1930 a). Grâce à ce procédé nous avons pu étudier de très près les phénomènes de l'élaboration des grains de sécrétion par les vacuoles.

Dans les cellules des filaments gastreaux d'un Scyphistome, venant d'accomplir une digestion extracellulaire, la formation des grains de sécrétion est très facile à observer : on voit, à proximité de la zone de l'appareil de Golgi, des vacuoles, qui ont une taille à peu près égale à celle des grains de sécrétion déjà formés et qui sont colorées électivement par le rouge neutre en rouge. A l'intérieur de ces vacuoles, il existe un espace moins coloré ou complètement incolore. Lorsque cet espace atteint des dimensions suffisantes, le contenu fluide de la vacuole est refoulé excentriquement d'un seul côté, ce qui donne successivement, d'abord une forme de demi-lune, puis d'un croissant et enfin d'un croissant effilé (fig. 11). Toutefois dans la concavité de ces formes, il y a toujours un grain sphérique. Une seule et même vacuole peut donner naissance simultanément à deux grains : alors son contenu primitif est comprimé entre les deux et prend une forme

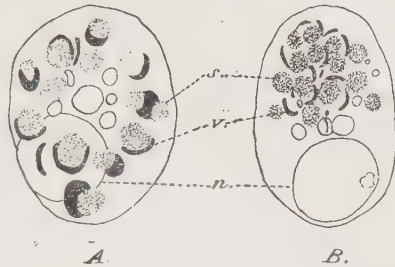


FIG. 11. — Cellule sécrétrice du filament gastral : A, jeune cellule dont les vacuoles *v*, sont en train d'élaborer les grains de sécrétion (*s*) ; B, stade plus avancé, les vacuoles décollées gardent une forme d'un croissant fin (*v*) ; *n*, noyau.

de lentille biconcave. Une fois la formation achevée, les vacuoles se décollent des grains, mais restent mélangées avec eux et conservent longtemps la forme de croissant effilé. Ensuite elles s'arrondissent lentement, redeviennent finalement de petites vacuoles rondes et se déplacent progressivement vers la périphérie de la cellule. Cette formation accompagnée d'un déplacement des vacuoles est aussi facilement observée chez un individu jeune et en voie de développement, pendant le bourgeonnement par exemple.

Nos observations sont en tout point comparables à celles de M. PARAT et J. PAINLEVÉ (1924) sur les cellules glandulaires salivaires de la larve du Chironome ; elles confirment aussi les conclusions de RENAUT (1904), de

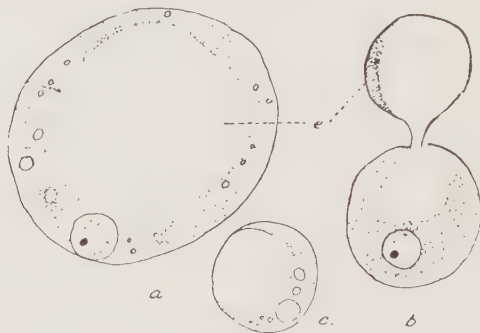


FIG. 12. — Cellules vacuolaires : *a*, cellule vacuaire volumineuse ; *b*, expulsion d'une vacuole d'eau ; *c*, vacuole d'eau expulsée pourvue d'une membrane cytoplasmique propre.

EVANS et SCOTT (1921), qui considéraient les grains de sécrétion comme provenant d'une élaboration par les vacuoles rhagiocrines (RENAUT) ou bien par l'appareil de ségrégation (EVANS et SCOTT).

Il est à remarquer que, dans les cellules sécrétrices du Scyphistome il existe très souvent, à l'état aqueux, une grande vacuole, que nous avons déjà signalée plus haut. C'est la phase intermédiaire de l'excrétion ; elle joue à cet égard le même rôle que les capillaires intracellulaires des cellules sécrétrices de certains autres animaux.

6° CELLULES VACUOLAIRES

Dans l'endoderme de l'éphyrulum se trouvent, en abondance, des cellules dont chacune possède une vacuole volumineuse. Ces vacuoles diffèrent des vacuoles digestives et d'élaboration par leurs dimensions aussi bien que par la colorabilité de leur contenu. Celui-ci présente une limpidité et une homogénéité constantes ; il ne se colore pas par les colo-

rants vitaux et ne change pas en quantité après une digestion intracellulaire. Ce qui précède nous montre aussi que ces vacuoles n'ont pas le même caractère et le même rôle que les vacuoles des cellules sécrétrices.

Quoi qu'il en soit, l'origine de ces vacuoles ne diffère pas de celle des vacuoles digestives et élaboratrices. On voit, en effet, dans une cellule jeune, ces vacuoles, de faibles dimensions, se laisser colorer légèrement par le rouge neutre en une teinte rouge brique. Après une croissance rapide, ces éléments perdent graduellement leur colorabilité, pendant que le cytoplasma se trouve refoulé vers la périphérie sous forme d'un croissant (fig. 12). La cellule possède ainsi un aspect caractéristique de cellule vacuolaire.

Comme on ne trouve jamais dans ces vacuoles d'inclusions figurées et comme leur densité ne varie pas, on a affaire ici à des éléments cellulaires qui ne participent à aucun moment aux fonctions physiologiques de la cellule. Le contenu de ces vacuoles ne prend part à cette activité qu'au moment de la digestion extracellulaire après une contraction générale de la cavité gastrale. Il joue probablement à cet égard un rôle secondaire, en diluant le suc gastral.

Ces cellules se trouvent aussi en abondance dans l'endoderme du tentacule où elles ont pour rôle de favoriser la contraction et l'extension de ces organes.



FIG. 13. — Cellules neuro-épithéliales *in vitro* ; *a*, cellules dans le tissu ; *b*, cellule isolée ; *c*, même cellule après un isolement prolongé ; *c*, cil vibratile ; *v*, vacuoles ; *e*, vacuole d'eau. Coloration au rouge neutre.

70 CELLULES NEURO-ÉPITHÉLIALES

Dans les couches inférieures de l'ectoderme de l'éphyrulum et du péristome existent des cellules ramifiées, réunies souvent en un réseau : ce sont des cellules neuro-épithéliales. Leurs prolongements sont généralement au nombre de deux ou de trois ; ils sont grêles avec ou sans renflements (fig. 13). Le cytoplasma est légèrement plus réfringent que celui des autres cellules, et présente quelquefois de très fines granulations. Le

vacuome de ces cellules n'est représenté que par des vacuoles de très faibles dimensions et souvent chromophobes. Le chondriome se compose de mitochondries, qui restent généralement excentriques. Ces cellules ne possèdent pas d'enclaves d'élaboration, ni de gouttelettes de substances grasses. Observées *in vivo*, après un écrasement, elles ne montrent aucun mouvement amiboïde; toutefois des prolongements peuvent être entraînés artificiellement par le mode de préparation.

Ce sont des cellules spécialisées pour un rôle bien déterminé; elles perdent ainsi leur activité individuelle. Ce sont d'ailleurs ces cellules qui périssent plus vite que d'autres *in vitro*.

Elles sont, dans leur position naturelle, baignées directement par la mésoglée; elles sont, par conséquent, mieux placées pour absorber les substances nutritives que la mésoglée leur apporte.

Les cellules neuro-épithéliales proviennent de la transformation de cellules basales de l'épithélium. Elles gardent encore, tant qu'elles sont jeunes, l'aspect de ces cellules. Une fois formées elles se multiplient rarement. Les prolongements ne possèdent généralement pas de ramification, même à leur extrémité. Le réseau qu'ils forment ne présente pas d'anastomoses régulières.

2. — Tissus

A) ECTODERME

L'ectoderme du Scyphistome est caractérisé par l'abondance des nématocystes, des mitochondries et de granulations diverses. Ce tissu revêt de haut en bas le péristome, l'éphyrulum et la souche. Le bord du péristome se prolonge pour constituer l'enveloppe externe des tentacules.

L'ectoderme d'une Planula possède déjà tous les caractères de ce tissu, car la différenciation a commencé dès la gastrulation. On constate au stade de blastula que les cellules sont encore bourrées de sphérules vitellines. Mais dans la gastrula apparaissent, sous la face libre des cellules, des granulations éosinophiles, qui sont d'abord mélangées aux sphérules vitellines, puis se groupent de plus en plus dans cette région. On remarque à ce moment, à l'une des deux extrémités de la gastrula, l'apparition de quelques vacuoles enidogénétiques. Après s'être fixé, le jeune individu a déjà un ectoderme bien caractérisé, dans la région de la souche, car c'est grâce à la formation de grains chitineux et de tonofibrilles, que la Planula a pu se fixer au substratum. La différenciation des autres régions ectodermiques à partir de ce stade, ne tarde pas à se réaliser. Nous les décrirons de la façon suivante.

1^o ECTODERME DE LA SOUCHE

Dans cette région l'ectoderme présente une sécrétion particulièrement active. On constate, tant dans la sole pédieuse que dans ses environs, que toutes les cellules possèdent dans la partie externe un agrégat de granulations, dérivées probablement des grains éosinophiles, car celles gardent plus ou moins leur affinité pour l'éosine. A côté de ces éléments existent des tonofibrilles, dont la répartition est exclusivement limitée à l'ectoderme de la souche. Les cellules se disposent en plusieurs rangées dont la contractilité est, de ce fait, moins grande. Dans la couche profonde existent çà et là quelques cellules neuro-épithéliales, qui sont d'ailleurs moins serrées que dans d'autres régions. Entre ces éléments on remarque toujours des nématocystes jeunes, dont la plupart sont à axe. Dans la couche supérieure se trouvent surtout des cellules à sécrétion. A côté des granulations éosinophiles et des tonofibrilles s'intercalent des sacs à granules de substances de réserve, dont nous parlerons dans un autre paragraphe.

2^o ECTODERMES DE L'ÉPHYRULUM

Il diffère du précédent par l'absence des granulations chitineuses et des tonofibrilles. En revanche il possède une contractilité plus grande. Les assises cellulaires sont généralement moins nombreuses que dans l'ectoderme de la souche, sauf au moment de la strobilation. On peut dire que c'est un tissu moins différencié, et qui conserve encore plus ou moins l'état embryonnaire, ce qui lui permet de subir, au moment voulu, une évolution et une transformation remarquables, par exemple la formation du strobile.

C'est un tissu dont la faculté de sécrétion est nettement moins active que celle de la souche. Les granulations, qu'on observe sous la face libre de ces cellules, ont conservé une affinité nette vis-à-vis de l'éosine et sont beaucoup moins volumineuses que les grains chitineux. Dans la couche inférieure existent partout de jeunes nématocystes en voie de développement et des cellules neuro-épithéliales. En examinant ce tissu à l'état vivant, coloré par du rouge neutre, on constate que les vacuoles des cellules présentent une forme et une répartition variables. Ceci veut dire que les cellules ont une fonction de nutrition peu active dans l'ectoderme de la souche ; celui-ci possède bien des vacuoles mais leur rôle se limite plutôt à l'élaboration.

3° ECTODERME DU PÉRISTOME

Ce tissu est caractérisé par l'existence d'une couche de fibrilles sous-épithéliales et d'un réseau de cellules neuro-épithéliales plus serrées, ce qui lui donne une sensibilité et une contractilité beaucoup plus grandes que celles de l'ectoderme des autres régions. En revanche il possède très peu de cellules glandulaires et peu de granulations éosinophiles. La couche cellulaire est très mince, elle est constituée souvent par une seule assise de cellules. Mais ces dernières présentent presque toutes une faculté cnidogénétique très grande. Ce sont d'ailleurs des nématocystes de la deuxième catégorie, qui sont localisés exclusivement dans cette région. La contractilité de ce tissu est liée étroitement au mouvement des tentacules et des lèvres. Il en résulte soit un amincissement soit une augmentation en épaisseur, suivant le mouvement de ces organes. Cette contractilité rapide est due uniquement à l'action des fibrilles sous-épithéliales, qui tapissent toute la face inférieure du péristome et qui possèdent le même caractère que les fibrilles des tentacules. Les cellules qui constituent ce tissu ne possèdent pas de grosses vacuoles ; leurs vacuoles ont plutôt des dimensions faibles et sont localisées généralement dans la région voisine du noyau. Elles ne présentent pas une évolution aussi active et aussi complète que les vacuoles des cellules endodermiques. Elles n'accomplissent pas de travail d'élaboration comme le font les vacuoles des cellules ectodermiques de la souche. Ce sont des vacuoles plutôt peu actives au point de vue de leurs fonctions physiologiques. La membrane de ces cellules présente une résistance et une réfringence beaucoup plus grandes probablement en raison de son extension et de sa contraction fréquentes. Les cils vibratiles sont aussi moins développés et moins actifs que ceux des autres régions.

4° TENTACULES

Nous avons vu que dans chacun des tentacules on pouvait distinguer deux parties : la partie basale qu'on appelle le manche et la partie distale à laquelle on donne le nom de fouet. Cette distinction est justifiée par la disposition des tissus de l'organe. Dans le manche, l'endoderme est formé de plusieurs couches cellulaires ; tandis que la région centrale du fouet ne se compose que d'un petit nombre de cellules endodermiques (fig. 14). L'enveloppe extérieure d'un tentacule, constituée par l'ectoderme présente aussi des différences analogues : l'ectoderme du manche se compose de plusieurs couches cellulaires et celui du fouet n'est constitué que par une seule couche. On peut aussi distinguer ces deux régions par le mouvement des tentacules en les examinant à l'état vivant. Le fouet peut réaliser une

contraction ou une extension très accentuées de sorte que la longueur du tentacule diminue ou s'allonge considérablement. Une excitation forte et prolongée empêche l'extension du fouet, qui peut rester longtemps contracté sous forme d'une boule. Quant au manche il ne peut pas suivre ce mouvement et ne présente que des plis sur sa face extérieure. Chez un individu à jeun le fouet des tentacules peut s'allonger considérablement, de sorte que l'ectoderme ne présente pas de surface lisse et laisse apparaître des plis circulaires avec des intervalles assez réguliers.

Le mouvement des tentacules est produit par des fibrilles sous-épithéliales, qui sont à leur tour commandées par des cellules neuro-épithéliales

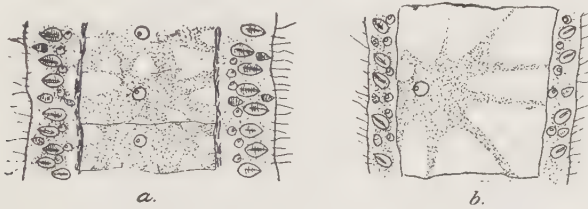


FIG. 14. — Tentacules observés *in vitro* pendant leur extension (b) et leur contraction (a). On remarque les changements de longueur des fibrilles sous-épithéliales, les déplacements des nématocystes et les modifications dans la forme des cellules endodermiques.

(fig. 16). Les fibrilles sous-épithéliales des tentacules sont beaucoup plus nombreuses et plus serrées que celles du péristome. La même disposition se retrouve pour les nématocystes qui sont tous adultes et appartiennent à la première et à la deuxième catégorie. Leur disposition au cours d'un mouvement de contraction ou d'extension est la même que celle que HADZI a décrite (1911) chez les Hydres. Les nématocystes sont dirigés vers l'avant lorsque les tentacules sont détendus ; ils sont par contre penchés légèrement en arrière lorsque les tentacules sont contractés (fig. 14). Toutes les cellules ectodermiques des tentacules sont dépourvues de grains éosinophiles, mais par contre elles possèdent toutes des mitochondries et de petites vacuoles. Tous ces éléments présentent une forme et une répartition assez constante.

50 RÉGÉNÉRATION EXPÉRIMENTALE DES TENTACULES

HÉROUARD (1910) a décrit une dépression suivie de chute des tentacules donnant naissance à de petits Scyphistomes, à la suite d'une suralimentation artificielle. Nous avons pensé que les tentacules d'un individu normal

pouvaient aussi manifester cette faculté sous l'influence d'une cause artificielle. Pour l'expérience nous avons placé les polypes dans de l'eau de mer courante. Nous coupions avec soin leurs tentacules, et de deux façons différentes : l'une des coupes passait au niveau du manche ; l'autre, plus distale sectionnait le fouet. Nous mîmes ces deux groupes de tentacules coupés dans deux boîtes de Petri, placées dans de l'eau de mer courante. Nous avons observé d'abord que dans les deux boîtes, les tronçons ne présentaient aucun mouvement ; leur longueur ne variait pas même après une irritation assez violente. Les fragments de tentacule qui ne contiennent

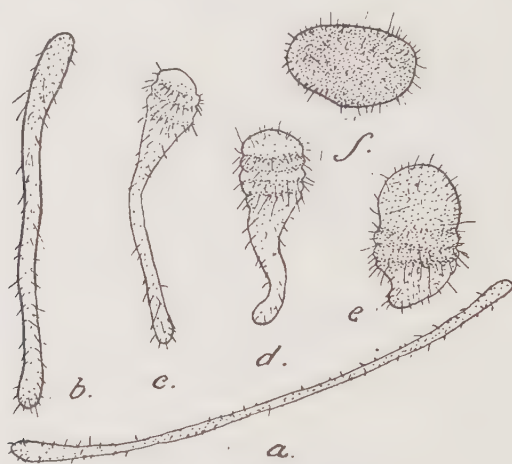


FIG. 15. — Régénération du tentacule coupé intentionnellement : *a*, tronçon mutilé comportant une partie du manche ; *b*, *c*, *d*, *e*, stades successifs du raccourcissement ; *e*, *f*, pseudo-planula formé.

pas le manche ne sont capables de réaliser aucune régénération. Après avoir diminué de longueur ils restent à l'état stationnaire sous forme de courts bâtonnets, qui désagrègent après un délai de trois ou quatre jours au fond de l'eau. Au contraire, au bout d'une heure, les tronçons comportant une partie du manche mutilé, ne tardaient pas à se différencier des autres par l'apparition d'un mamelon au niveau du manche (fig. 15, *b*), qui se réduisait ainsi en une série de plis sur lesquels les cils devenaient de plus en plus actifs (*c* et *d*). Au contraire les tronçons ne comportant que le fouet ne présentaient pas de différence à leurs deux extrémités. Leur forme et leur allure restaient longtemps sans changement. A partir du moment de l'apparition du mamelon on remarquait que chez les tentacules possédant un mamelon strié, celui-ci résorbait le reste du tentacule coupé, dont la

longueur diminuait en même temps que le mouvement devenait plus rapide (e). C'était un mouvement de rotation désordonnée de vitesse tout à fait comparable à celui d'une Planula. Vue par transparence la partie striée présentait une opacité de plus en plus marquée. Dix heures environ après la mutilation, ces tentacules coupés avaient déjà leurs deux parties égales et prenaient une forme de virgule (e), dont la face convexe était toujours orientée dans le sens du mouvement tourbillonnaire. Un jour après l'opération la partie du fouet de ces fragments avait presque complètement disparu. A partir de ce moment le tentacule coupé possède la forme d'une Planula (f) mais ce n'est qu'une ressemblance tout extérieure. C'est la pseudoplanula décrite par HÉROUARD. Une fois cette forme obtenue les plis qu'elle avait présentés jusque là deviennent de moins en moins nets. L'opacité est semblable aux deux extrémités et les cils vibratiles se disposent d'une façon homogène. Six à dix heures après le mouvement se ralentit sensiblement et les pseudoplanulas tombent au fond de l'eau et y restent peu après immobiles. Le délai pour obtenir leur fixation au substratum était variable, mais après une durée de contact d'une demi-journée toutes les pseudoplanulas étaient fixées par l'extrémité mutilée tandis que l'autre extrémité se dressait vers le haut. Le développement d'une pseudoplanula en un Scyphistome est en tous points semblable à celui d'une Planula, bien que beaucoup plus lent à cause de la faible réserve en substances nutritives.

Les jeunes Scyphistomes ainsi obtenus ont présenté un développement tour à fait normal. J'ai réussi à les amener jusqu'au stade à huit tentacules, en les nourrissant artificiellement. La comparaison avec la régénération à partir d'un stolon coupé intentionnellement, que nous décrirons plus loin, nous permet de penser que l'endoderme joue dans ces processus un rôle important et que l'ectoderme seul est insuffisant pour leur permettre de se réaliser, du moins pour les tentacules.

6° FIBRILLES SOUS-ÉPITHÉLIALES

Les fibrilles sous-épithéliales ou myofibrilles sont localisées surtout dans la partie antérieure du corps : péristome, pharynx et tentacules. En dehors des tænioles, ce sont les seuls éléments musculaires, [que possède le Scyphistome. Ces fibrilles se distinguent des fibres tæniolaires par leur aspect filiforme, leur longueur plus grande et par l'absence de noyaux à leur intérieur. Elles tapissent d'une façon générale la face inférieure de l'ectoderme, et s'y disposent parallèlement les unes aux autres. Elles sont quelquefois intracellulaires, et dans ce cas constituent les myonèmes des cellules, surtout dans l'ectoderme du bord péristomial. Ces fibrilles intracellulaires ont une colorabilité beaucoup plus faible par l'hématoxyline

ferrique ; par contre elles sont colorées très bien par les colorants acides. Les fibrilles sous-épithéliales ont une affinité très grande pour l'hématoxyline ferrique, surtout celles qui se trouvent dans les tentacules et le pharynx. Elles restent en relation avec les cellules neuro-épithéliales et sont directe-

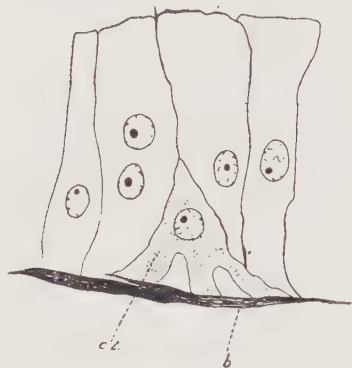


FIG. 16. — Fragments de l'ectoderme du manche d'un tentacule : *cl*, cellule neuro-épithéliale ; *b*, fibrilles sous-épithéliales.

ment en contact avec la mésoglée. Leur contractilité est plus grande et plus rapide que celle des fibres tæniolaires. En suivant le développement d'un jeune individu, quelle que soit son origine, on observe d'abord l'apparition de stries sur la face inférieure des cellules-épithéliales. Un peu plus tard les cellules présentent dans la même région plusieurs fibrilles qui dérivent donc des stries. Lorsque ces fibrilles ont pris leur forme caractéristique, leurs cellules formatrices entrent en voie de dégénérescence. Elles finissent par devenir petites, ne possèdent aucune enclave dans leur protoplasma et s'accolent ou non contre les fibrilles. Seul le noyau reste à l'état normal, ce qui lui permet de recom-

mencer une nouvelle évolution, qui est très probablement l'origine des cellules neuro-épithéliales (fig. 16).

La formation et le développement des fibrilles peuvent être observés facilement chez un individu strobilisé, où l'apparition des fibrilles sous-épithéliales est particulièrement typique dans l'ombrelle.

7° GRAINS CHITINEUX TONOFIBRILLES

On sait que les cellules ectodermiques du disque pédieux peuvent sécréter une substance chitineuse et peuvent former des tonofibrilles. En étudiant la fixation de ces polypes HÉROUARD a signalé (1911) qu'il n'existait pas de ventouse pédieuse, mais qu'à l'endroit occupé par le disque pédieux il y avait un enduit chitineux en forme de lame recouvrant le substratum et se moulant exactement sur lui ; cet enduit est hérissé d'une quantité de petits filaments. Les individus plus âgés possèdent souvent deux lames parallèles au sol pédieux : l'une de ces lames chitineuses est adhérente au sol, l'autre est une lame mésoglénne ; entre ces deux lames, et les reliant entre elles, se trouvent des tractus filiformes clairsemés, dressés comme des échasses. MIGOR (1922) a aussi constaté qu'une lame chitineuse et des tono-

fibrilles existent sous la sole pédieuse. La fixation au substratum n'a pas lieu directement par les tonofibrilles, mais par l'intermédiaire de la lame chitineuse.

Après avoir observé de nombreux individus en élevage ainsi que sur coupes, je n'ai pu que confirmer les constatations de ces deux auteurs. Ce qui nous paraît mériter d'être signalé ici est l'origine et le mode de genèse de ces deux formations.

Nous avons constaté, chez les Planulas à l'état vivant, dans les régions distales des cellules ectodermiques, l'existence de grains réfringents. Après fixation ces grains présentent une affinité nette vis-à-vis des colorants acides et notamment de l'éosine. Chez les jeunes Scyphistomes déjà fixés ces grains deviennent encore plus nombreux dans les régions proximales du disque pédieux. Dans les cellules du disque pédieux ces grains augmentent de diamètre et de nombre. On voit aussi ces grains se grouper en agrégats (fig. 17 et 18 g) qui se collent directement au substratum. Une fois le contact établi l'agrégat ne tarde pas à s'aplatir au lieu de rester sphérique.

Les grains perdent alors de plus en plus leurs contours individuels et finalement ils disparaissent complètement et sont remplacés par cette lame chitineuse, qui a déjà été signalée maintes fois. On peut dire aussi que la gaine semi-transparente qu'on trouve souvent autour de la partie inférieure du pédoncule du Scyphistome, n'est autre chose que le produit des mêmes grains. Mais le caractère décisif de la chitine n'apparaît qu'après l'adhérence avec le substratum. C'est pour cette raison qu'il existe une légère différence d'aspect entre la lame basilaire et la gaine du pied.

Les grains sont localisés exclusivement dans les cellules ectodermiques de la souche. C'est aussi dans cette région que prennent naissance les stolons prolifères. Il en résulte que chacun d'eux entraîne à son extrémité des cellules génératrices de grains ; ce sera l'origine de la substance chitineuse du futur bourgeon. Nous pralerons de ces phénomènes dans un autre chapitre.

Les tonofibrilles ont des caractères nettement différents de ceux des grains chitineux. Une fois formées elles sont colorées très facilement par

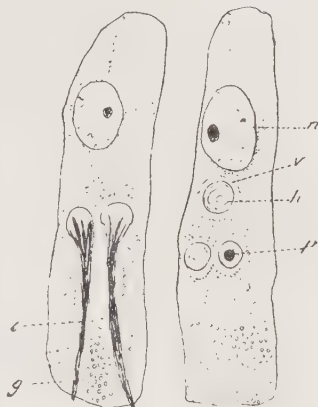


FIG. 17. — Deux cellules ectodermiques de la souche en train de former les tonofibrilles : *n*, noyau ; *v*, vacuole formatrice ; *h*, corpuscule condensé dans la vacuole formatrice ; *h*, stade plus avancé ; *t*, tonofibrilles formées ; *g*, grains chitineux.

l'hématoxyline au fer. Si on les examine de près on constate qu'elles ont une origine différente de celle des grains chitineux. Dans les cellules formatrices les plus jeunes, on remarque d'abord entre les régions occupées par les grains et le noyau, de grosses vacuoles colorées facilement par le rouge neutre (fig. 17, *v*). A un stade plus avancé, ces vacuoles forment chacune un grain à leur intérieur qui présente d'abord une colorabilité élective aux colorants acides ; puis dont le centre se colore de plus en plus en noir par l'hématoxyline au fer. A ce moment-ci on n'observe plus trace de grosses vacuoles ; les grains s'allongent progressivement en traversant le protoplasma et finissent par plonger dans la lame chitineuse. Mais toutes

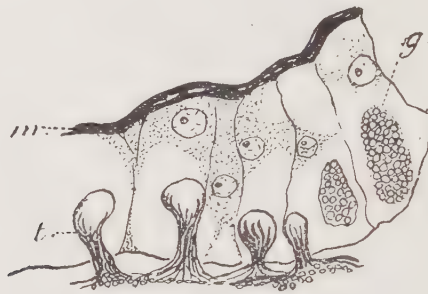


FIG. 18. — Formation de la lame chitineuse à la disque pédieux par l'adhésion de grains chitineux et des tonofibrilles : *g*, grains chitineux ; *t*, tonofibrilles ; *m*, mésoglée.

les tonofibrilles formées gardent toujours à leur extrémité proximale la forme tuberculeuse qui conserve encore l'aspect du grain formateur. En même temps que les tonofibrilles se forment la cellule formatrice entre en dégénérescence : le protoplasma se vacuolise et est relégué vers la face voisine de la mésoglée ; le noyau le suit et émigre du même côté ; enfin les tonofibrilles, entraînées par ces mouvements, gagnent finalement la même région et restent très peu de la mésoglée. Lorsque la dégénérescence des cellules est terminée on constate que dans la région de la sole pédieuse, entre la mésoglée et la couche chitineuse formée par la coalescence des grains chitineux il ne reste plus que des tonofibrilles, reliant de haut en bas les deux lames. (Cf. HÉROUARD). Toutefois à la face inférieure de la mésoglée on trouve souvent des traces de cellules formatrices, représentées tantôt par une masse de protoplasma condensé, tantôt par de rares grains chitineux. Mais les tonofibrilles ne s'attachent jamais directement à la mésoglée. Une fois ces tonofibrilles achevées les cellules formatrices sont toujours à

l'état de décadence et ce n'est que très rarement qu'elles restent avec leurs tonofibrilles à l'état normal, comme c'est le cas des Actinies et des Lucernaires.

Nous avons vu que les fibrilles sous-épithéliales et les fibrilles tæniolaires sont formées directement par transformation du protoplasma de la cellule formatrice; ici, au contraire, les tonofibrilles sont formées par l'intermédiaire de vacuoles. C'est probablement par une condensation suivie par une sécrétion secondaire du protoplasma que ces dernières parviennent à les former; la condensation a d'ailleurs été maintes fois observée dans les divers cas de formation des enclaves et la sécrétion secondaire par le protoplasma périvacuolaire sur le corpuscule condensé est observée dans la formation des nématocystes. L'origine tout à fait différente des tonofibrilles nous permet d'admettre que ce ne sont pas des dérivés des fibres musculaires, mais des éléments indépendants. Les grains chitineux, qui possèdent des caractères nettement différents de ceux des tonofibrilles, ont une formation beaucoup plus lente et plus précoce. Leur formation remonte au stade de la jeune Planula, ce qui les différencie également des tonofibrilles.

8° TÆNIOLES

L'existence dans la mésoglée de quatre tænioles reliant de haut en bas le péristome à la sole pédieuse est un fait bien connu depuis longtemps. Leur origine ectodermique est indiscutable. Leur rôle, surtout au moment de la strobilation, est important au point de vue de l'histolyse; aussi a-t-il attiré l'attention de plusieurs auteurs : CLAUS, HÉRIC, HADZI, etc. Il nous reste à étudier de plus près au point de vue cytologique le mode de formation de ces organes.

On sait que les tænioles sont constituées par de nombreuses fibrilles musculaires. Ce sont de véritables muscles lisses, possédant les caractères les plus importants de ces derniers. Leur contraction est assez brusque grâce à leur groupement en faisceaux, très serrés. La rétraction du corps d'un Scyphistome est uniquement due à l'action des tænioles, commandées elles-mêmes par les cellules neuro-épithéliales que possèdent les entonnoirs et leurs douilles. La rétraction peut être subite; tandis que l'extension est beaucoup plus lente et progressive.

Chaque fibre tæniolaire dérive de la transformation d'une cellule d'origine épithéliale de la douille de l'entonnoir. Chez un jeune individu, provenant d'une Planula ou d'un bourgeonnement, et possédant quatre tentacules, les cellules de la douille de l'entonnoir nous permettent d'étudier cette formation des muscles. On constate que les cellules présentent une forme

allongée, qu'une partie de leur protoplasma se condense. Cette condensation est d'abord périphérique, puis elle gagne la région voisine du noyau, qui à son tour devient ovoïde et subit, semble-t-il, aussi une condensation à son intérieur, car à partir de ce moment on ne distingue plus le nucléole et la chromatine; le noyau tout entier se colore intensément et uniformément par l'hématoxyline au fer (Pl. I, fig. 11, 12). Les cellules myoblastiques sont alors complètement transformées en fibres musculaires. La transformation est généralement totale; le noyau change complètement d'aspect et perd totalement la faculté de multiplication. Cette transformation peut aussi être partielle, lorsque la cellule musculaire est située plus près de la région centrale de la tæniole; dans ce cas la fibre musculaire dérive seulement d'une partie du protoplasma, celle qui se trouvait près de la face extérieure (Pl. I, fig. 10). Le noyau ne subit aucun changement, mais il se sépare de la fibre et reste indépendant dans la moelle de la tæniole. Une tæniole adulte ne possède donc, dans la région périphérique, que des fibres entièrement différenciées dont les noyaux sont toujours reconnaissables.

La partie axiale de la tæniole est constituée par des cellules provenant de la douille de l'entonnoir péristomial, mais non transformées en fibres musculaires. Il y a aussi des fragments de fibres formées qui se mélangent avec les cellules, mais ce n'est qu'au moment de la formation des tænioles qu'on peut les reconnaître. Plus tard ils sont séparés de la fibre et se confondent avec les cellules de la moelle. La partie centrale constitue un amas de protoplasma avec ou sans noyaux qu'une fibre formée a libéré. Ils proviennent seulement de la fibre formée par une partie du protoplasma de la cellule formatrice. Le rôle joué par ces cellules centrales est encore inconnu. A aucun moment on n'y constate de multiplication cellulaire; il ne semble donc pas que ces cellules soient capables de former des fibres musculaires secondaires. L'allongement des tænioles se produit uniquement à leur extrémité supérieure, dont les cellules ectodermiques donnent naissance, au moment voulu, à des éléments myoblastiques.

B) ENDODERME

Nous savons que l'endoderme tapisse l'intérieur du corps de la couronne labiale jusqu'au fond de la cavité gastrale. Les cellules endodermiques, à l'exception de celles du pharynx, ont un caractère remarquable: elles sont toutes capables de devenir des cellules amiboïdes et peuvent vivre relativement longtemps sous forme libre flagellée. Par exemple, au cours de l'examen *in toto*, lorsque l'animal est pressé fortement entre la lame et la lamelle, on observe que des cellules endodermiques se libèrent dans l'eau, isolées

ou par groupes, animées de mouvements rotatoires grâce à leurs cils (Pl. I, fig. 1, 2, 3). En même temps, on observe que la forme de ces cellules peut changer d'aspect suivant les circonstances dans lesquelles elles se trouvent. Ainsi, lorsqu'elles sont en suspension dans l'eau, leurs cils se dirigent en avant et déterminent un mouvement de rotation ; dans ce cas la cellule est pyriforme et le noyau est situé toujours dans la partie la plus volumineuse. Quand le mouvement cellulaire se ralentit et que les vils battent lentement la cellule devint ronde tandis que le noyau reste central. Enfin, quand elle reste en contact avec le substratum, elle s'aplatit, ou bien peut être étirée par le courant d'eau et alors sa forme devient allongée, quelquefois démesurément. En dehors des conditions expérimentales, que nous venons d'énumérer, les cellules endodermiques surtout celles de la cavité gastrale, peuvent présenter au cours d'un fonctionnement normal, comme la digestion, de remarquables changements de forme. Elles peuvent aussi devenir migratrices ; alors elles flottent et nagent dans la cavité gastrale et se dirigent vers des régions différentes du corps. Nous insisterons sur ces faits dans un autre chapitre.

Tout ce qui précède nous montre que les cellules endodermiques ont une individualité personnelle plus grande et au contraire une moindre solidarité histologique que les cellules ectodermiques. Nous avons distingué dans l'endoderme d'un Scyphistome quatre parties ; ce sont : l'endoderme de la souche, l'endoderme cavitaire, l'endoderme du pharynx et l'endoderme des tentacules. Nous les décrirons ici séparément.

1^o ENDODERME DE LA SOUCHE

Il tapisse la partie de la cavité gastrale qui correspond à la région inférieure de l'éphyrulum. C'est un tissu riche en cellules glandulaires. On peut y rencontrer les différentes sortes de cellules glandulaires qu'un Scyphistome possède généralement. Cette partie de l'endoderme est baignée d'un côté par le liquide gastral et confine de l'autre à la substance fluide de la mésoglée. Suivant l'état physiologique de l'animal cette partie peut soit augmenter soit diminuer de hauteur, ou même disparaître complètement. Les cellules ont, à cause de leurs substances de réserve, un volume sensiblement plus grand que n'importe quelle autre cellule de l'animal. Elles ont, d'une façon générale, un noyau petit et peu actif, un protoplasma très riche en granules (Pl. I, fig. 2), une membrane mince et peu résistante. Ces cellules se disposent généralement en une assise ; mais chez un individu bien nourri et relativement âgé, elles peuvent se tasser en plusieurs couches, mélangées à des cellules glandulaires. Mais cet état précède tou-

jours une phase de développement du tissu, après quoi l'assise cellulaire redevient unique. Ce sont précisément les cellules de cette région qui immigrent dans les différentes parties du corps au moment où la strobilation va commencer. C'est aussi par une multiplication active, que cette région donnera au stolon prolifère une grande quantité de cellules glandulaires au début du bourgeonnement.

2° ENDODERME DE LA CAVITÉ GASTRALE

Il correspond à la paroi intérieure de l'éphyrulum, y compris les filaments gastreaux. C'est un tissu constitué par des cellules vacuolaires et sécrétrices. Les premières occupent surtout la paroi de la cavité ; les secondes constituent les plis cavitaires et les filaments gastreaux. Les cellules forment une assise épaisse tant dans la paroi de la cavité, que dans les filaments. En examinant *in toto* à l'état vivant on constate que ces tissus présentent un aspect caractéristique. Celui de la paroi cavitaire a une structure moins serrée et est très facile à dissocier ; à la surface existe un revêtement de cils vibratiles très actifs, qui peuvent, grâce à leur mouvement, renouveler l'eau qui baigne la surface des cellules. Suivant l'état physiologique des cellules l'aspect cytologique change totalement, en passant par toute une série d'états intermédiaires ; ce changement est très facile à mettre en évidence par la coloration au rouge neutre. A jeun, ces cellules sont très riches en vacuoles de faible taille, les noyaux restent toujours au centre de la cellule. Au cours de la digestion, au contraire, elles possèdent un plus grand nombre de vacuoles volumineuses et les noyaux, refoulés par les enclaves que constituent les matières absorbées, deviennent excentriques. Dissociées par un léger écrasement, les cellules présentent toujours une forme ronde, et sont capables de nager grâce à leurs longs cils ; dissociées par une solution légèrement acidulée, elles prennent la forme d'un fuseau dont l'extrémité porte un ou deux cils (Pl. I, fig. 1) dans ce cas fort raccourcis (fig. 5 d). Les cellules des filaments gastreaux ont une individualité moins marquée et un aspect reconnaissable à cause de leur richesse en grains de sécrétion. Ce sont des cellules de taille moyenne, ayant leur protoplasma bourré de grains et leurs noyaux excentriques. A l'état vivant, colorées par le vert Janus, ou fixées et colorées par la technique de Dietrich-Parat-Volkonsky, elles sont caractérisées par l'abondance des mitochondries. Ce sont des cellules peu actives au point de vue de la multiplication cellulaire, même après un repas artificiel. L'allongement de l'éphyrulum s'accompagne toujours de celui des filaments, celui-ci se produit surtout par leur région basilaire.

3^o ENDODERME DE LA GOUTTIÈRE GASTRALE ET DES TENTACULES

On sait que la cavité gastrale s'étend vers le haut pour former, à côté du tube oral, des poches gastrales, dont la paroi endodermique se continue à l'intérieur des tentacules. L'endoderme de la poche gastrale se distingue de celui de la cavité gastrale surtout par son rôle physiologique. C'est un tissu qui ne participe que rarement à la digestion ; pour cette raison ses changements cytologiques sont peu marqués. Il semble que ses cellules contiennent dans leur protoplasma une quantité d'eau plus grande que les

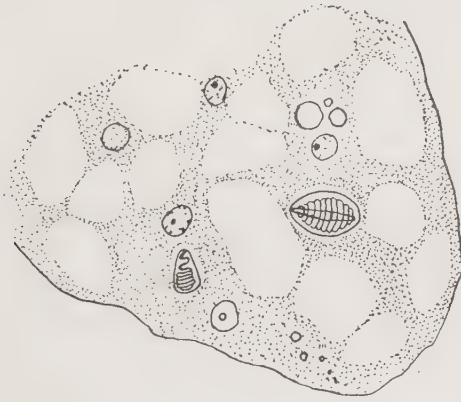


FIG. 19. — Fragment de la paroi cavitaire de la zone vacuolaire montrant l'abondance des vacuoles d'eau.

autres cellules. Car, tant à l'état vivant qu'à l'état fixé, on observe toujours l'existence de grands espaces, qui sont optiquement vides (fig. 19). Cette eau peut être expulsée brusquement en dehors de la cellule. Grâce à cela l'animal peut effectuer une contraction du corps lorsque ceci devient nécessaire. On observe souvent à ce moment une différence nette entre l'endoderme de la gouttière et celui de la cavité ; ce dernier possède des plis remarquables ; celui de la gouttière est toujours lisse. La faculté d'expulser l'eau est encore plus marquée dans les cellules de l'endoderme du manche tentaculaire. Suivant l'extension ou la contraction des tentacules, les cellules de ce tissu peuvent augmenter ou diminuer considérablement leur volume. Ces phénomènes sont faciles à suivre en observant, par transparence, un Scyphistome comprimé entre la lame et la lamelle.

Les cellules de cette région n'étant pas digestives, elles ne possèdent que peu ou presque pas d'enclaves de réserve. Pour cette même raison

on trouve dans ces régions très peu de cellules glandulaires. La multiplication cellulaire y est toujours peu active sauf au moment où les tentacules secondaires sont en voie de formation. Le protoplasma est toujours très homogène et renferme des vacuoles, moins nombreuses et moins volumineuses que dans les cellules cavitaires ; elles sont situées dans les régions voisines du noyau. Les nématocystes y sont aussi peu nombreux ; on n'y trouve presque pas de jeunes stades. Les cellules y sont moins faciles à dissocier et une fois dissociées elles sont très peu mobiles, leurs cils étant souvent invisibles. Le noyau reste à la périphérie et forme avec le protoplasma un croissant qui entoure une grande vacuole remplie d'eau. Ces cellules ont une vie beaucoup moins longue à l'état isolé ; l'eau, qu'elles contiennent, s'échappe facilement au dehors, après quoi la cellule commence à se désagréger.

4° ENDODERME PHARYNGIEN

Le tissu qui constitue le pharynx et l'orifice buccal de l'animal est d'origine endodermique. Mais c'est un endoderme plus différencié et qui a perdu presque complètement l'aspect de l'endoderme ordinaire. C'est pour cette raison que son origine a été très discutée. Ce tissu s'étend de haut en bas, du bord des lèvres jusqu'à l'angle interne de la gouttière gastrale, c'est-à-dire le long de toute la paroi intérieure du péristome. La partie antérieure de cette région correspondant à l'orifice buccal et du pharynx est exclusivement formée par des cellules palissadiques ; les noyaux, fusiformes, restent toujours à la base des cellules ; le protoplasma ne possède aucune inclusion et a un aspect très homogène et dense. Il n'y a pas de cellules glandulaires. La hauteur des cellules varie suivant le mouvement d'extension et de contraction du tissu. La disposition régulière de ces cellules forme un ensemble de stries circulaires, qui constituent le trait caractéristique du pharynx. On n'observe pas de cils sur la surface de cet épithélium. Tous ces caractères sont de moins en moins marqués dans la partie suivante, où l'on trouve de rares cellules glandulaires et des nématocystes. Les noyaux ont souvent une forme spéciale, seul l'aspect du protoplasma est le même que dans les autres cellules. Observées à l'état vivant ces cellules ne montrent que très peu de vacuoles de faible taille. Au contraire les mitochondries sont nombreuses et accumulées uniquement dans la région antérieure des cellules. La membrane cellulaire est relativement résistante et a une réfringence nette. En les observant à plat on voit que ces cellules ont un contour hexagonal plus ou moins net. Ce sont des cellules difficiles à dissocier ; leur aspect cytologique est assez constant.

Chez un Scyphistome plus âgé, dont l'éphyrum est bien développé, la distinction des diverses régions est plus accentuée; la souche a dans ce cas un endoderme clair. Mais lorsque l'animal est bien nourri, les cellules glandulaires font leur apparition dans les autres régions, surtout dans l'endoderme de l'éphyrum et même dans la zone de la gouttière gastrale. En revanche un individu plus jeune et resté longtemps sans nourriture a son endoderme vacuolaire bien développé, c'est-à-dire que toute la paroi de la cavité gastrale est formée par des cellules digestives à l'exception du pharynx et des plis gastreaux. C'est pour cette raison que la distinction de l'endoderme en plusieurs régions est liée étroitement à l'état physiologique de l'animal.

C) MÉSOGLÉE ET CELLULES MÉSOGLÉENNES

Entre l'ectoderme et l'endoderme est comprise la mésoglée. Elle ne présente pas l'aspect d'un tissu, mais est constituée par des substances fluides, dans lesquelles baignent des cellules libres et amiboïdes. Elle existe dans tout le corps du Scyphistome, sauf dans le fouet des tentacules. Elle est plus épaisse dans la souche et dans l'éphyrum, au cours du développement de ce dernier; elle est par contre très mince dans le péristome et le pharynx. En l'examinant à l'état vivant, on constate qu'elle est formée d'une substance très homogène et réfringente. La mésoglée ne change pas d'aspect lors du traitement par les réactifs usuels; elle ne prend aucun des divers colorants vitaux. Elle se fixe bien par les mélanges contenant de l'acide picrique et mieux encore du sublimé, par exemple le sublimé azotique. Elle se colore, après fixation, par les colorants acides et surtout par le vert lumière. Elle a des réactions de colorabilité identiques à celles des grains de diastases et des sphérules vitellines. Elle présente une structure granuleuse extrêmement fine, quand elle a été imprégnée par du nitrate d'argent pendant une longue durée.

Pour étudier l'origine de la mésoglée il faut remonter jusqu'aux stades de gastrula et même de blastula. Car c'est à ce stade qu'elle commence à prendre naissance. Au stade de blastula on voit les blastomères laisser échapper au dehors des substances compactes, ce qui donne de nombreux grains, qui tous gardent encore un aspect d'amande, dont l'extrémité pointue se dirige vers la membrane de la cellule, qui les a sécrétés (Pl. I, fig. 6). Mais cet aspect ne dure pas longtemps. Avant l'invagination de la gastrulation ces grains perdent progressivement leur individualité et diffluent en se fusionnant de manière à former une substance homogène (Pl. I, fig. 8). Pendant ce processus les grains conservent intégralement

leur colorabilité et la substance qu'il forment garde aussi ce même caractère. Pendant la gastrulation cette substance, refoulée par l'invagination de l'endoderme, remplit complètement l'espace entre les deux feuillets. Elle a acquis, dès ce moment, l'aspect et le caractère d'une mésoglée. Puis dans la Planula, en raison de la multiplication des cellules et de l'épaississement des feuillets, la mésoglée est comprimée sous forme d'une lame interposée. Ce n'est qu'après la fixation de la Planula, bientôt transformée en jeune Scyphistome, qu'on constate, dans la partie inférieure du corps, la différenciation d'une mésoglée typique.

Les cellules mésogléennes (fig. 20) sont des éléments capables de se

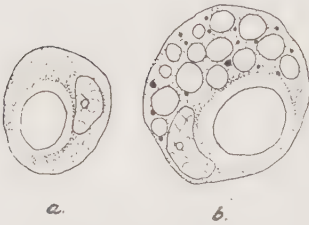


FIG. 20. — Cellules mésogléennes : *a*, cellule mésogléenne dans un scyphistome à l'état de repos; *b*, avant le développement, elle est chargée de nombreuses inclusions.

déplacer dans la mésoglée grâce à leurs mouvements amiboïdes. Elles sont rondes au repos et légèrement fusiformes au cours du déplacement. Leur protoplasma est souvent homogène, sans enclaves d'élaboration. Il ne semble pas que ces cellules aient souvent une fonction d'élaboration. Elles possèdent des vacuoles petites et chromophobes, et un chondriome, sous forme de grains, en situation excentrique. On n'y observe jamais de néomacystes ni de grains éosinophiles. Les noyaux restent souvent centraux et ne se multiplient que très rarement, même après un repas artificiel. C'est pour cela que le nombre de ces cellules est souvent fort réduit et alors elles s'accumulent ou s'appli-

quent contre la face profonde de l'endoderme ou de l'ectoderme. Mais, après un repas abondant, on observe souvent dans ces cellules des enclaves formées par les substances qui viennent d'être absorbées. Les cellules mésogléennes jouent probablement un rôle important dans le transport des aliments entre les deux feuillets. Nous reviendrons, sur ce fait, un peu plus loin.

Le rôle physiologique des substances fluides de la mésoglée, n'a jamais été étudié de près ; il est cependant important. Elles constituent le milieu intérieur de l'animal, non seulement parce qu'elles sont constituées elles-mêmes par des matières nutritives, comme nous l'avons montré plus haut, mais aussi parce qu'elles fournissent aux tissus un terrain d'échange pour les substances nécessaires au maintien de la vie. Les cellules ecto-ou endodermiques en contact direct avec ce milieu peuvent y puiser les substances utiles ou y rejeter leurs excréta. Nous avons constaté que les substances mésogléennes peuvent à certains moments changer de densité.

Ce changement nous permet de considérer ces substances comme ayant une structure spongieuse ; elle oscille entre un état granuleux et un état homogène. Il est peut-être sous la dépendance du rôle osmotique de la membrane qui sépare la mésoglée des cellules voisines.

On peut observer au cours du développement individuel une augmentation ou une diminution de la mésoglée, comme c'est le cas au moment du bourgeonnement, le jeune bourgeon ne formera la mésoglée qu'après l'apparition de huit tentacules. Sa formation est due à l'œuvre des deux feuilletts, une fois qu'ils ont atteint leur état de maturité. L'échange de substances nutritives entre eux se produit alors par la mésoglée. Les cellules mésogléennes, qui auparavant sont appliquées à l'endoderme ou à l'ectoderme, nagent dans la mésoglée et constituent ainsi une mésoglée complète.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les phénomènes histologiques que nous avons pu exposer ici, sont intéressants, mais assez compliqués. Il nous paraît utile de les résumer d'une façon plus simple et de les interpréter dans leur ensemble d'une façon concrète. Les phénomènes nouveaux, que nous avons eu l'occasion de mettre en évidence, peuvent d'une part accroître nos connaissances histologiques encore assez incomplètes, sur les Cœlentérés et aussi nous renseigner sur la constitution cellulaire et surtout sur le rôle physiologique de certains éléments cytoplasmiques au cours de leur évolution. Tous ces faits présentent un certain intérêt dans l'examen des problèmes cytologiques, qui sont en ce moment à l'ordre du jour.

1. Les cellules du Scyphistome sont incolores, munies presque toutes d'un ou de deux cils vibratiles, d'une membrane mince peu résistante, qui quelquefois fait défaut et donne alors des syncytiums. Le cytoplasma ne présente morphologiquement pas de distinctions régionales, mais il y a une différence au point de vue du métabolisme cellulaire. Le cytoplasma de la région voisine du noyau a une activité physiologique plus grande ; celui de la périphérie de la cellule a une activité moindre ou très lente. Le premier est le centre de la nutrition et de l'élaboration cellulaire, tous les éléments qui y figurent ont un rôle physiologique déterminé et représentent une phase transitoire de l'activité cytoplasmique. La périphérie représentée par un cytoplasma relativement quiescent, ne possède que des éléments peu actifs et constitue souvent une région d'accumulation des produits provenant du cytoplasma central.

2. Le vacuome se forme généralement dans le cytoplasma paranucléaire. Suivant leur rôle physiologique on peut subdiviser les vacuoles en deux groupes : les vacuoles digestives et les vacuoles d'élaboration. Les premières

gardent toujours leur contenu fluide et sont capables de se morceler et de se fusionner; les secondes élaborent dans leur sein des corps plus condensés et se présentent souvent sous forme de demi-lunes, d'anneaux et de croissants effilés, au fur et à mesure que l'élaboration avance. La répartition des vacuoles est liée étroitement à la division du travail physiologique des cellules. C'est ainsi que dans les cellules de la cavité gastrale les vacuoles digestives prédominent; celles des filaments gastraux ont surtout des vacuoles d'élaboration. Dans les cellules d'autres parties du corps ce sont surtout des vacuoles jeunes et moins différenciées. Les vacuoles peuvent apparaître ou disparaître spontanément dans une cellule. On voit aussi leur nombre augmenter ou diminuer. Il n'y a pas de division des vacuoles au cours de la division cellulaire.

3. Le chondriome présente dans l'ensemble une évolution moins compliquée que celle des vacuoles. Dans l'ectoderme il est souvent formé de chondriocontes dans la région voisine du noyau. Dans les cellules endodermiques ce sont les mitochondries qui sont les plus nombreuses. Les mitochondries représentent les formes les plus jeunes situées généralement sous la face libre de la cellule ou rassemblées au voisinage du milieu nutritif. Les chondriocontes représentent les formes les plus âgées et se trouvent le plus souvent à proximité du noyau. Il y a aussi une série des formes intermédiaires dispersées un peu partout.

Le chondriome ne participe ni à la sécrétion ni à l'élaboration. Mais par une transformation lente il peut se transformer directement en plastides ou en grains divers, par exemple en grains de chitine dans les cellules du disque pédieux.

4. Les noyaux sont constitués par une membrane nucléaire, un nucléole et un fin réseau de linine sur lequel se trouvent des grains de chromatine. La division cellulaire est généralement une sorte d'amitose, caractérisée par la persistance de la membrane nucléaire pendant la division. Mais les phénomènes, dont le noyau est le siège pendant cette période sont souvent très compliqués. On y observe des phases intermédiaires entre la division directe et la division indirecte.

5. Les cellules glandulaires peuvent être subdivisées en deux groupes suivant l'aspect de leur contenu et leur colorabilité différente : les cellules glandulaires granuleuses et les cellules glandulaires homogènes. Le contenu de ces deux sortes de cellules provient d'une élaboration dans une vacuole formatrice. Elles présentent, une fois formées, des poches glandulaires où subsiste toujours une trace de la vacuole primitive.

6. Les cellules sécrétrices des filaments gastraux sont caractérisées par l'abondance dans leur cytoplasma de grains de sécrétion provenant de vacuoles d'élaboration.

7. L'ectoderme de la souche produit dans ses cellules des grains chitineux et des grains de tonofibrilles. L'ectoderme de l'éphyrulum est un tissu moins différencié et qui possède une plus grande capacité de régénération et de développement. En revanche la puissance d'élaboration et de sécrétion est moins grande. L'ectoderme de l'éphyrulum ne possède ni grains chitineux ni tonofibrilles, mais quelques cellules de sa couche inférieure sont déjà différenciées en cellules nerveuses. La formation des cellules cnidogènes y est aussi active. L'ectoderme du péristome est caractérisé par l'existence d'une couche de fibrilles sous-épithéliales et d'un réseau de cellules neuro-épithéliales plus serrées. La sensibilité et la contractilité y sont pour cette raison beaucoup plus grandes.

8. Les tentacules constitués par un ectoderme identique à celui du péristome en possèdent les caractères. Dans chaque tentacule on peut distinguer deux parties : le fouet et le manche. Ces deux parties ont un pouvoir de régénération différente. Un tentacule coupé artificiellement peut donner un jeune Scyphistome, mais c'est uniquement le manche qui produit cette régénération. Il donne d'abord une pseudoplanula à la suite d'une contraction, puis se fixe sur le substratum et se développe enfin en un Scyphistome normal.

9. Les fibrilles sous-épithéliales sont formées par les cellules basales de l'ectoderme et résultent d'une transformation directe du cytoplasma de celles-ci.

10. Les tonofibrilles résultent de grains, formées dans des vacuoles d'élaboration des cellules ectodermiques de la souche. L'élaboration se divise en deux phases successives : une condensation du contenu vacuolaire en un grain ; et le dépôt d'une substance chitinoïde sécrétée par le cytoplasma du pourtour de la vacuole à la surface du grain formé. L'allongement de ce dernier, qui dépasse la membrane de la cellule formatrice, et se soude à la lame chitineuse constitue le dernier acte de la formation des tonofibrilles.

11. Les grains chitineux sont formés sous la face libre de la cellule formatrice. Ils sont d'abord éosinophiles, puis présentent un caractère de substance chitineuse, en même temps qu'ils se soudent entre eux et forment ainsi un agrégat, qui occupe souvent toute la partie extérieure de la cellule. Ils forment finalement une lame chitineuse à laquelle vient se coller intimement la cellule formatrice.

12. Les ténioles sont formées par des cellules ectodermiques de la douille des entonnoirs péristomiaux. Elles constituent par leur ensemble une colonne cellulaire dont les éléments périphériques se transforment en fibres musculaires ; les cellules centrales forment une moelle syncytiale en perdant leur membrane.

13. L'endoderme de la souche est caractérisé par l'abondance des cellules glandulaires, surtout des cellules glandulaires homogènes. C'est un tissu de réserve, fournissant des substances nutritives lors des divers processus de multiplication. L'endoderme de la cavité gastrale est constitué par des cellules riches en vacuoles digestives. L'endoderme de la gouttière gastrale et des tentacules est un tissu riche en vacuoles d'eau et doué d'une faculté de contraction plus grande, permettant à la couronne labiale et aux tentacules d'effectuer une extension ou une contraction considérables. On y trouve rarement des cellules glandulaires. Enfin l'endoderme du pharynx et des lèvres est constitué par des cellules palissadiques caractéristiques : noyaux ovales, cytoplasma condensé et épais, membrane résistante et vacuome peu développé.

14. La mésoglée est constituée par une substance fluide et gélatineuse et par des cellules libres. Cette substance existe dès le stade de blastula. On voit à partir de ce moment une expulsion des plaques gélatineuses des blastomères dans la cavité de segmentation. La mésoglée possède une colorabilité caractéristique. Les cellules mésogléennes ont une origine ectodermique ; elles s'appliquent souvent sur la face inférieure de l'ectoderme, mais elles sont capables de se déplacer dans la mésoglée. Le vacuome de ces cellules est peu développé. Elles ne possèdent, ni enclaves d'élaboration, ni nématocystes, ni grains éosinophiles. Mais ce tissu joue un rôle important dans la translation des substances nutritives, fait sur lequel nous reviendrons dans le chapitre suivant.

D'après ce qui précède nous voyons que les tissus présentent une division assez nette du travail physiologique. Une grande partie de l'endoderme est chargée de la fonction de nutrition. Tandis que l'ectoderme a pour rôle principal d'élaborer les enclaves les plus diverses. Ce tissu ne présente pas de relation nutritive importante avec le milieu extérieur. Les ressources nutritives, que lui apporte la mésoglée, proviennent exclusivement de l'endoderme. Pour cette raison la mésoglée constitue un véritable milieu interne pour ces deux tissus. Elle est constituée par une substance colloïdale douée d'un grand pouvoir absorbant. Celle-ci permet à la mésoglée de conserver une grande partie des substances nutritives.

Quoi qu'il en soit, toutes les cellules qui constituent ces tissus gardent encore une individualité assez grande. La régénération peut se produire indifféremment dans toutes les régions. Nous avons vu qu'un fragment de tentacule artificiellement coupé, pouvait aussi suffire à régénérer un Scyphistome. Grâce à ce caractère les Scyphistomes possèdent une résistance remarquable aux influences défavorables.

III. — NÉMATOCYSTES ET CNIDOGÉNÈSE

1. — Cellules cnidogénèses

Il convient de placer immédiatement après l'étude du développement ontogénétique, celle de la genèse des diverses catégories de nématocystes. Le développement des nématocystes sans épines à la base du filament est relativement facile à observer chez un Scyphistome jeune ; celui des nématocystes à épines est, au contraire, lent chez les individus adultes ou jeunes. Pour l'observer, il faut toujours remonter aux stades antérieurs à la Planula, à moins qu'on n'examine la cavité gastrale d'un individu en voie de strobilation. Dans une Planula ou même une gastrula ce sont les cellules des deux extrémités qui forment les jeunes nématocystes dans la cavité gastrale d'un Scyphistome strobilisé, toutes les cellules immigrées forment activement des nématocystes. Dans ces deux cas les cellules formatrices des nématocystes ne possèdent pas de caractères qui permettent de les distinguer des autres cellules. Or chez un individu adulte, on peut constater l'existence de cellules cnidogènes, qui ont quelques caractères remarquables. Elles ont une taille sensiblement plus petite que les autres cellules et sont dépourvues de cils vibratiles et d'enclaves ; elles ont cependant à l'intérieur une vacuole d'élaboration, qui formera le jeune nématocyste. Elles sont donc spécialisées pour ce rôle avant d'avoir atteint leur pleine maturité et n'accomplissent pour ainsi dire pas les autres fonctions physiologiques d'une cellule ordinaire. Ces cellules spécialisées pour la formation des nématocystes se trouvent toujours dans la couche profonde du tissu, et forment souvent dans cette région des bandes de jeunes nématocystes caractéristiques. Elles se rencontrent également dans toutes les autres régions, sauf dans la sole pédieuse et les sommets des tentacules.

Les cellules cnidogènes possèdent dans leur cytoplasme une ou deux vacuoles (fig. 21 et 26). Ces vacuoles sont situées toujours à proximité du noyau et se colorent à l'état frais en rouge par le rouge neutre. Elles ne changent ni de forme ni de position. Dans les cellules les plus avancées on constate au sein de la vacuole l'apparition d'un petit corpuscule (fig. 21, *c*, et fig. 26) non colorable par le rouge neutre et par les divers colorants acides. Mais aux stades ultérieurs il apparaît sur ce corpuscule soit sur une extrémité soit sur toute sa surface, des stries (fig. 22, 23 et 24 *f*) qui nous per-

mettent tout de suite de distinguer la catégorie du nématocyste auquel ce jeune élément donnera naissance. Plus les dimensions de la vacuole s'accroissent moins son contenu se colore par le rouge neutre ; le corpuscule s'éclaircit et achève de se différencier. Finalement la vacuole apparaît vide quand le nématocyste est définitivement formé. A partir de ce moment on ne voit plus qu'un nématocyste contenu dans un espace qui est optiquement vide ; dans la couche externe subsiste encore le cytoplasma et un noyau dégénéré. Le contenu de la vacuole se liquéfie avant de disparaître complètement ; on voit, en effet, autour du nématocyste le liquide vacuo-

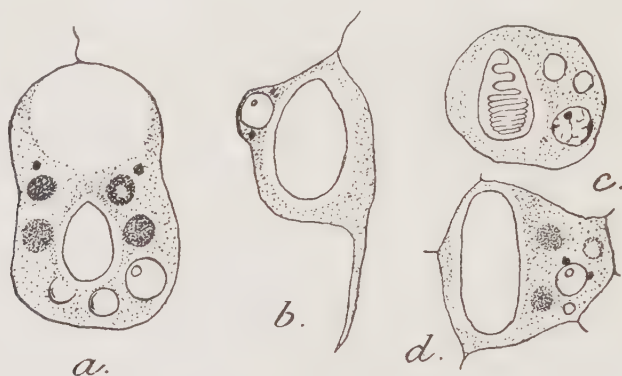


FIG. 21. — Cellules cnidogène : *a*, cnidogène endodermique pourvu d'un cil vibratile et une grosse vacuole d'eau avec plusieurs vacuoles cnidogènes à divers stades de développement ; *b*, cnidogène de la couche supérieure de l'ectoderme ne renferme qu'un nématocyste formé et possède un prolongement cytoplasmique ; *c*, petit cnidogène de la couche inférieure de l'ectoderme, possédant un cytoplasma fort réduit et refoulé sur le côté par les nématocystes ; *d*, cnidocyte du péristome.

laire se laisser colorer en rouge brique par le rouge neutre. Après fixation et coloration par l'hématoxyline-éosine-orange-vert lumière, on voit que le contenu liquide de la vacuole se colore en rose par l'éosine, le nématocyste en vert et les filaments en rouge. C'est grâce à cette différence de colorabilité des diverses parties des jeunes nématocystes, que nous sommes parvenu à étudier dès leurs stades les plus jeunes le développement de leurs diverses catégories.

En outre, nous avons constaté que les cellules cnidogènes présentent une multiplication assez active. Une cellule fille peut avoir à la fois deux ou trois vacuoles, qui apparaissent peu après la division cellulaire. Dans les cellules migratrices de la cavité gastrale d'un Scyphistome strobilisé la formation des jeunes nématocystes est encore plus active. Grâce à

leur grande taille ces cellules produisent généralement à la fois trois ou plusieurs vacuoles cnidogènes, qui forment chacune un nématocyste. On constate dans ces cellules la présence simultanée de nématocystes appartenant à des catégories différentes.

2. — Nématocystes

Nous avons déjà signalé (1929 *b*) que chez les Scyphistomes de *Chrysaora* existent trois catégories de nématocystes. Toutes trois s'observent en abondance quel que soit l'état de développement de l'individu. Elles se distinguent les unes des autres par la forme et les dimensions de la capsule dès que les nématocystes atteignent leur maturité, par la structure de leur filament et aussi par leur mode de développement. Il y a toutefois deux de ces catégories qui se rapprochent beaucoup par l'absence d'épines à la partie basilaire du filament; ce n'est qu'après une étude détaillée du développement que nous avons pu distinguer cette différence et subdiviser ces éléments en deux catégories. Nous les décrirons ici successivement.

1° NÉMATOCYSTES DE LA PREMIÈRE CATÉGORIE

Ce sont les nématocystes les plus longs; ils sont cylindriques, légèrement arrondis à leurs deux extrémités, qui sont de ce fait entièrement semblables (fig. 22, 8). La capsule (*ca*) est constituée par une membrane mince, peu résistante aux réactifs ordinaires. Le filament (*f*) effilé et pelotonné irrégulièrement dans la capsule, est dépourvu de toute strie ou piquant. La longueur de la capsule mesure de $2\ \mu$ à $2\ \mu, 5$. Les filaments sont particulièrement longs: ils atteignent souvent en longueur soixante ou soixante-dix fois la hauteur de leur capsule, soit $120\ \mu$ environ. La dévagination de ces filaments s'effectue en une seule fois, mais reste souvent incomplète. C'est la seule catégorie qui ait une répartition déterminée. Ces nématocystes se trouvent dans le tissu du péristome; on y en voit souvent à divers stades de développement. A cette localisation est lié leur rôle limité dans le cycle évolutif du Scyphistome. On ne trouve en effet, ces éléments ni dans les strobiles, ni dans la *Chrysaora* adulte. Au moment de la strobilation ce sont les seuls nématocystes qui ne se multiplient pas. On ne les a jamais trouvés dans les cellules migratrices, qui forment pourtant en abondance les nématocystes des deux autres catégories. Il semble bien que ces nématocystes ont une capsule formée d'une seule couche. Malgré toute l'attention que j'y ai mise, je n'ai pu observer, pen-

dant leur développement, l'existence d'une deuxième couche. Ceci explique que ces nématocystes soient souvent faciles à déformer, et qu'il soit par contre difficile de provoquer la dévagination de leur filament.

Leur développement est facile à observer à l'aide de la double coloration éosine-vert lumière. On voit, dans la vacuole cnidogène, apparaître d'abord un corpuscule (*c*) qui se colore en vert par le vert lumière ; puis sur ce corpuscule il apparaît une zone composée de quelques stries irrégulières (*s*). Cette zone se colore électivement en rose ou en rouge par l'éosine ;



FIG. 22. — Nématocyste de la première catégorie : 1, 2, 3, 4, 5, divers stades du développement du corpuscule et du filament ; 6, 7, condensation du corpuscule et du filament ; 8, nématocyste formé : *c*, corpuscule condensé par la vacuole formatrice ; *s*, filament élaboré ; *f*, filament formé ; *c, a*, capsule.

elle est toujours située dans la région équatoriale du corpuscule (4 et 5). Elle se développe à mesure que le corpuscule grandit. Une fois atteints les trois quarts environ de la taille du nématocyste adulte, cette zone équatoriale s'éclaircit à son intérieur et forme ainsi le filament effilé et irrégulièrement pelotonné (6, 7 et 8). C'est à partir de ce moment que la paroi de la capsule commence à se former. Ce stade paraît avoir la durée la plus longue car nous avons constaté que dans le péristome ce sont les nématocystes de ce stade qui sont les plus nombreux. Une fois formé, le filament pelotonné remplit toute la capsule et peu après le nématocyste devient indépendant.

La dévagination naturelle de ces nématocystes est rarement observée. La paroi est perméable à la plupart des réactifs et colorants, mais la dévagination n'est pas provoquée par la pénétration de ces substances. Pour

une dévagination artificielle l'acide acétique très étendu est souvent efficace. La dessiccation et la déshydratation brusques provoquent souvent une déformation irrégulière de la capsule.

2^o NÉMATOCYSTES DE LA DEUXIÈME CATÉGORIE

Cette catégorie se compose de nématocystes à filament sans épines. Mais leur taille adulte est moindre que dans les précédents ; leur longueur n'est que de 1μ à 1μ et demi. Ils ont une forme d'amande dont l'extrémité pointue correspond au pôle antérieur de la capsule (fig. 23, 9). La paroi de celle-ci a une réfringence plus grande à l'état frais. Le filament est enroulé en une spirale régulière, où l'on peut distinguer deux régions différentes : la partie supérieure est plus lâche et se compose de trois tours bien nets, tandis que la partie suivante est formée de tours très serrés (9,8), généralement au nombre de six à huit. Cette différence entre les deux parties du filament donne à l'ensemble un aspect très caractéristique. Le filament est relativement moins long ; il ne mesure guère que quinze à vingt fois la hauteur de la capsule, ce qui lui fait une longueur de 15 à 25 μ . Le filament conserve le même diamètre sur toute sa longueur. Sur le filament on n'observe pas de stries. Mais après coloration par le Giemsa ou le bleu de méthyle, il apparaît dans le filament des tronçons remplis par le colorant et des intervalles vides (fig. 23, 5). Dans ce cas le filament est sensiblement plus gros et sa longueur est souvent diminuée. Pour provoquer la dévagi-

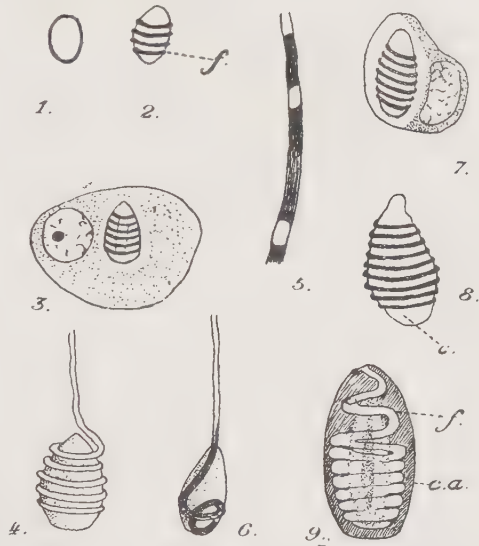


FIG. 23. — Nématocyste de la deuxième catégorie : 1, corpuscule condensé ; 2, apparition du filament sur le corpuscule ; 3, cellule cnidogène, le jeune nématocyste en formation est entouré par une zone claire, qui correspond à la vacuole secondaire ; 4, jeune nématocyste, dépourvu encore de la capsule, filament partiellement déroulé ; 5, fragment du filament renflé par le colorant ; 6, filament irrégulièrement déroulé ; 7, condensation de la capsule ; 8, vacuole secondaire très développée et cytoplasma fortement réduit ; commencement de la réduction du corpuscule central ; 9, nématocyste formé : *f*, *c*, *ca*, même signification que le dessin précédent.

nation de ces nématocystes, l'alcool à 95° et l'alcool absolu sont souvent efficaces ; on peut même la réaliser avec les colorants cités ci-dessus. A l'intérieur de la capsule, au milieu de l'enroulement du filament, on retrouve encore une partie des substances qui, au cours du développement, formaient le corps en amande. Après la dévagination du filament, provoquée par un colorant on voit cette substance se présenter sous forme de plusieurs corpuscules sans doute sous l'influence de la déshydratation. Ces corpuscules sont animés pendant un certain temps, d'un mouvement brownien très caractéristique. Ils finissent par disparaître dans la capsule et sont généralement rejetés dans le filament, qui prend ainsi l'aspect que nous venons de signaler plus haut. On peut admettre que, dans ces nématocystes, les agents déshydratants ont toujours une action efficace sur la dévagination. Mais cependant on ne peut affirmer que la déshydratation soit la cause naturelle de la dévagination. La répartition de ces éléments est nettement différente de celle des précédents. Ils sont très rares dans l'ectoderme du péristome ; mais par contre très nombreux dans celui des tentacules, assez nombreux dans celui de l'éphyrum et rares dans la souche. Au moment de la croissance de l'animal, ces éléments se trouvent nombreux dans les tissus en train de se développer. Ils sont normalement rares dans la paroi de l'endoderme ; mais au cours de la strobilation, les cellules migratrices donnent toujours naissance à des éléments de ce type. Grâce à leurs dimensions plus grandes, elles peuvent en former deux ou trois en même temps. Il y a donc pendant cette période, une propagation de ces nématocystes vers les régions en transformation. On constate que chez les *Ephyra* ils constituent les éléments cnidogènes les plus nombreux. En revanche dans les kystes pédiéux ils sont toujours absents, à cause de leur rareté dans l'ectoderme de la souche.

En ce qui concerne le développement de ces éléments, les phénomènes que nous avons observés sont dans l'ensemble analogues à ceux que nous avons décrits pour la catégorie précédente. Mais dès le commencement de la formation du filament, on voit s'annoncer leur particularité caractéristique.

Dans une cellule cnidogène on constate d'abord l'apparition de corpuscules dans la vacuole cnidogène. Ces corpuscules se colorent aussi en vert par le vert lumière. Mais un peu plus tard, on distingue à leur surface la formation du filament (2 f) ; dès le début l'enroulement de ce dernier sur le corpuscule est très net. C'est un des caractères spéciaux, qui nous permettent de distinguer les stades jeunes de cette catégorie. Au lieu d'être fusiforme et d'avoir deux extrémités identiques, le corpuscule prend de plus en plus une forme d'amande, en même temps que les spirales du filament augmentent. Quand ce corpuscule dépasse la moitié de la hauteur

d'un nématocyste adulte de sa catégorie, la longueur du filament a presque atteint celle du filament adulte. A partir de ce moment le corpuscule ne grandit plus et la vacuole cnidogène commence à élaborer la paroi de la capsule. C'est la période la plus lente du développement.

Le jeune nématocyste peut déjà à ce stade faire dérouler son filament à la suite d'une irritation artificielle (4 et 6). Dans ce déroulement, soit total soit partiel, on peut constater que le corpuscule central est une substance compacte, qui peut être envahie par le filament (6), à la suite d'un déroulement brusque. Ce phénomène se produit souvent chez le jeune nématocyste un peu plus âgé. Une fois la paroi de la capsule constituée, ce corpuscule perd sa forme nette et est de plus en plus difficile à observer. Mais son existence se manifeste dans divers cas, notamment à la suite de la coloration de Giemsa.

Un nématocyste achevé comprend ici la membrane de la capsule, le filament et un corpuscule central. L'extrémité du filament est soudée à la face inférieure du sommet de la capsule. Après dévagination du filament, le contenu de la capsule, corpuscule compris, passe en grande partie dans le filament, et le volume de la capsule diminue sensiblement. Il y a une différence entre le déroulement et la dévagination du filament, qui devient toujours plus gros après la dévagination.

3° NÉMATOCYSTES DE LA TROISIÈME CATÉGORIE

Dans cette catégorie les nématocystes sont nettement différents des précédents. Ils sont grands, atteignant souvent une hauteur de $2\ \mu$ et une largeur de $1\ \mu$ et demi à l'état de repos. Après la dévagination du filament la longueur de la capsule augmente, mais sa largeur diminue (fig. 24, 3 et 5). Les deux pôles de la capsule sont semblables et légèrement pointus. A l'état de repos ces nématocystes présentent un axe au milieu des enroulements très réguliers du filament. Au pôle supérieur se trouve un clapet d'ouverture (*o*). Ce dernier seul se colore, après fixation, par le vert lumière tandis que la capsule et le filament sont teintés uniformément en rouge par le rouge neutre. La capsule est très réfringente à l'état frais. La perméabilité de ces nématocystes est moins grande que celle des catégories précédentes. La capsule est formée de deux membranes emboîtées dont l'extérieure se continue au pôle extérieur, avec l'opercule (fig. 24, 4 et 5 *me*), tandis que la couche intérieure se continue avec la partie basilaire du filament (*me*). Après la dévagination ces deux membranes présentent souvent entre elles une séparation assez large. On conçoit que les deux membranes ont une perméabilité différente.

Le filament se compose de différentes parties. La partie basilaire est beaucoup plus grosse, elle est constituée à son tour par deux tronçons dissemblables, dont le plus rapproché de la capsule est lisse et dépourvu d'épines. La partie suivante est plus grosse encore et munie de trois stries (*s*), sur lesquelles s'implantent des épines, au nombre de dix ou onze (*ep*).

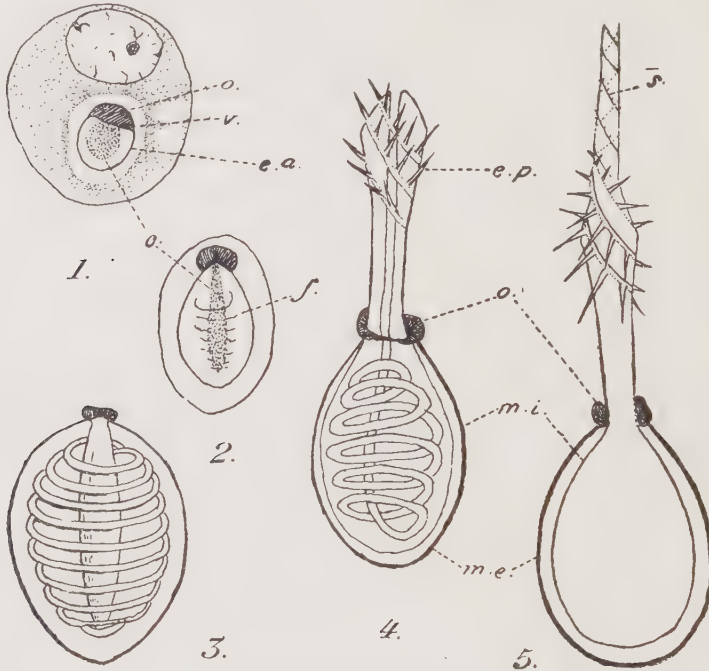


FIG. 24. — Nématocyste de la troisième catégorie : 1, 2, deux stades du développement du jeune nématocyste ; 3, nématocyste formé ; 4, premier acte de la dévagination du filament ; 5, dévagination complète.

c, corpuscule ; *o*, clapet en formation ; *ea*, capsule ; *f*, filament en formation ; *s*, stries ; *e*, épines ; *m, i, m, e*, membrane interne et externe de la capsule.

Le reste du filament est grêle et identique à lui-même sur toute sa longueur ; on distingue à sa surface trois stries enroulées en hélices dextres, qui ne sont autre chose que les prolongements des stries de la partie basilaire.

Ce filament est relativement rigide, il est rarement enroulé sur lui-même après la dévagination et se dirige toujours en avant. Il semble que le clapet d'ouverture joue un rôle important dans la dévagination du filament. On constate, en effet, qu'il obture complètement l'orifice situé au pôle antérieur et qui résulte de l'invagination du filament. Au moment

de la dévagination la capsule forme le long du pourtour du filament dévaginé un anneau serré. Elle se détruit en deux ou trois morceaux quand la dévagination est achevée (4 et 5, o).

En ce qui concerne la dévagination du filament dans cette catégorie de nématocystes, nous avons déjà noté (1929 b), qu'elle pouvait se subdiviser en trois phases successives. Ces phénomènes ne s'observent d'ailleurs qu'au cours d'une dévagination expérimentale, tandis que la dévagination naturelle se produit toujours en une seule fois. *In vitro*, on voit que la dévagination provoquée par des procédés de ralentissement, peut être achevée en trois phases consécutives en même temps que le filament est projeté complètement au dehors. Tout d'abord, c'est la sortie de la partie basilaire élargie qui écarte l'opercule. Cette phase correspond à la projection de l'axe du nématocyste (4). Puis c'est la dévagination de l'axe intérieur à la partie déjà projetée, ce qui fait apparaître la deuxième partie large du filament munie de lignes d'épines (5). Enfin le troisième temps fait sortir toute la partie effilée du filament et modifie la direction des épines qui, précédemment dirigées en avant, se renversent ensuite en arrière par rapport au filament. Le filament dévaginé, comme d'ailleurs la capsule, ne se colorent par aucun colorant. Mais comme la dévagination présente toujours une relation étroite avec la perméabilité de la paroi de la capsule, on voit souvent cette dernière se remplir de la solution du colorant employé et présenter une teinte très foncée. Mais le filament n'est jamais envahi par le contenu de la capsule. On constate aussi une modification de ce dernier et de la partie élargie du filament au cours de la dévagination tant naturelle qu'expérimentale. Il n'est pas rare de voir la partie élargie du filament se gonfler considérablement tandis que le contenu de la capsule diminue beaucoup. C'est d'ailleurs ce qui se produit fréquemment chez les nématocystes plus jeunes.

Le contenu de ces nématocystes est limpide et homogène ; on n'y distingue pas de partie centrale condensée comme chez les nématocystes de la deuxième catégorie. A cause de l'épaisseur de la paroi de la capsule, le contenu ne se colore que très lentement et peu à peu par les colorants vitaux. Après un long séjour (12 heures à 24 heures) dans un mélange d'eau de mer et de rouge neutre à une concentration de 1/1.000 on voit apparaître sur la face interne de la capsule de petites gouttes d'eau colorées en rouge. Ces gouttes fusionnent progressivement, puis remplissent peu à peu tout l'espace intérieur de la capsule. Le filament et l'axe restent longtemps incolores malgré cette pénétration du colorant. Cette opération ne provoque généralement pas la dévagination ; la pénétration du liquide extérieur est trop lente pour que le gonflement puisse provoquer une augmentation rapide de la pression intracapsulaire. D'après cela on peut admettre que

l'endosmose à travers les filaments est encore plus lente qu'à travers la paroi capsulaire. Si dans les préparations fixées l'axe est toujours teinté fortement par l'hématoxyline au fer, même après la différenciation, c'est uniquement à cause de la destruction de l'opercule produite par le fixateur qui a découvert l'orifice du filament invaginé et a permis au colorant de s'y accumuler en excès.

Le développement et la formation des diverses parties du filament chez ces nématotystes sont très différents de ce que nous avons vu dans les catégories précédentes. Leur origine est toujours l'œuvre de vacuoles élaboratrices ; mais dès le début on peut constater dans le corpuscule une différenciation en parties distinctes : le corpuscule primitif, coloré en vert par le vert lumière et une partie secondairement élaborée, éosinophile, qui est intimement accolée au premier (fig. 24, 1). Un peu plus tard c'est la partie éosinophile qui se développe progressivement en un corps ovale. Puis apparaît une enveloppe incolore, mais qui laisse entre elle et le corps central un espace visible. Cette enveloppe tant par son incolorabilité que par sa réfringence se distingue nettement du corps ovale et du corpuscule primaire. Elle a probablement une autre origine et proviendrait peut-être soit d'un dépôt à la face interne de la vacuole cnidogène, soit d'une condensation de la substance intravacuolaire. A un stade un peu plus avancé on remarque que le corps éosinophile se développe en s'allongeant et ne tarde pas à prendre un aspect fusiforme. Sur ce corps apparaissent ensuite des traces spirales ; c'est le point de départ du filament. Sa formation paraît due à la condensation du liquide intravacuolaire. Cette condensation ne diffère pas de celle des filaments des nématocystes précédents. Mais ici le fait le plus remarquable est qu'après l'achèvement du filament, qui s'accomplit toujours dans l'enveloppe primaire (*propria*), on voit apparaître une membrane secondaire (*sclera*), juxtaposée à la membrane primaire. Toutes les deux se réunissent, au pôle antérieur du corpuscule primitif. A partir de ce moment les substances intracapsulaires restent dans un état inactif. En revanche les substances extracapsulaires, c'est-à-dire celles qui se trouvent entre la membrane externe de la capsule et la membrane de la vacuole cnidogène, accomplissent encore un travail de dépôt qui augmente l'épaisseur de la membrane externe. La formation des stries et des épines implantées sur le filament est due à l'activité de la substance épitubulaire (sécrétion spiralée de WILL). Car à l'état d'invagination la surface externe du filament se trouve à l'intérieur du tube et est baignée par les substances qui se trouvent dans ce dernier. D'après WILL, ce sont des bandes de substances colloïdales très hygroscopiques, invisibles sur le vivant, mais que certaines techniques mettent en évidence sur les parois internes du tube invaginé et qui se retrouvent, après la dévagination, sur les parois externes.

Elles se présentent sous forme de trois bandes hélicoïdales très serrées avant la dévagination, qui s'épaississent et se distendent considérablement après. C'est sur elles que sont implantés les épines et stylets constituant l'armature des tubes. C'est la seule explication capable de nous éclairer sur la formation des stries et des épines. Ces substances épitubulaires sont vraisemblablement identiques au corps éosinophile, que nous avons observé au début de la formation du nématocyste. Ces substances, que la vacuole cnidogène a élaborées, sont entourées ensuite par une autre substance, sécrétée directement par le cytoplasma du pourtour de la vacuole. C'est le point de départ de la formation de la paroi du filament basilaire. Le corps élaboré se transforme ainsi en substances épitubulaires, qui gardent longtemps leur aspect primitif dans les deux premières catégories de nématocystes et qui jouent un rôle important dans la formation des épines et des stries. La partie suivante du filament se forme par la même sécrétion. Étant le prolongement de la partie basilaire elle peut aussi être en relation avec la substance épitubulaire, ce qui lui donne aussi les trois lignes de stries hélicoïdales dextres. Cette sécrétion de substances chitinoïdes est aussi l'origine des deux membranes de la capsule. La membrane interne se sécrète au moment où le filament est encore en voie de formation. A cause de l'intermittence de la sécrétion il persiste un certain intervalle entre la paroi interne et le filament. L'espace ainsi ébauché est rempli par la substance fluide de la vacuole, qui deviendra le contenu capsulaire. La formation de la scléra ne commence qu'après l'achèvement de la propria. Cette dernière remplissant tout le contenu de la vacuole, la sécrétion cytoplasmique ne peut reposer sur la propria. C'est ainsi que les deux membranes se forment successivement. Dans un nématocyste achevé ces deux membranes se confondent optiquement à l'état invaginé ; elles se séparent souvent lorsque le nématocyste est dévaginé. La séparation peut être encore plus nette si l'on use des procédés de ralentissement. Dans ce cas on constate très bien la relation qui existe entre la propria et le filament.

Le corpuscule primitif, que nous avons signalé au début de la formation, ne suit pas une évolution aussi compliquée. Il garde, jusqu'à la formation de la scléra, les mêmes dimensions, la même colorabilité et la même place qu'il avait au début. Mais il forme l'opercule du nématocyste en obturant l'orifice antérieur, laissé par l'invagination du filament. Au moment de la dévagination cet opercule peut être soit traversé par le tube dévaginé et persister alors comme une colline autour de lui, soit être projeté entièrement sur le côté ou bien se fragmenter en plusieurs morceaux suivant les circonstances et l'allure de la dévagination.

Les nématocystes de cette troisième catégorie existent dans tous les

tissus du Scyphistome sauf dans le pharynx. On en trouve même dans le kyste pédieux où ils présentent une dégénérescence difficile à suivre.

REMARQUES SUR LA FORMATION DU SQUELETTE ET LE FONCTIONNEMENT DES NÉMATOCYSTES

Les faits que nous avons observés, surtout ceux qui sont relatifs au développement des divers nématocystes, nous permettent de nous faire une idée sur le mode de formation du squelette et sur le fonctionnement de ces éléments. La paroi de la capsule est formée de deux couches. Ce fait a été admis par plusieurs auteurs, tels que ALLMAN (1871), IWANZOFF (1896), SCHNEIDER (1904), CHATTON (1914) et WEILL (1925), qui ne sont d'ailleurs pas absolument d'accord dans leurs interprétations. Suivant ALLMAN la couche interne se prolonge seule pour former le tube. IWANZOFF a admis, au contraire, que c'est la couche externe qui forme le tube et que la couche interne était plus épaisse. SCHNEIDER a signalé que la couche interne se formait très tôt ; la substance de la couche externe se trouverait d'abord à l'intérieur de la capsule et diffuserait secondairement à travers la première. D'après CHATTON, la paroi capsulaire du cnidocyste du *Polykrikos* ne diffère pas de celle de l'ampoule et du tube. Elle se formerait par dépôt de chitine sur les parois internes de la vacuole cnidogène. WEILL a montré que la sclérification des nématocystes comprend deux phénomènes : l'un consiste en la chitinisisation de la paroi primitive par un processus identique à celui décrit par CHATTON dans la cnidogénèse du *Polykrikos* ; il s'y surajoute un deuxième processus consistant en l'élaboration d'une coque externe au sein du protoplasma du nématoblaste. Nous avons pu, dans une note préliminaire, confirmer ces faits en montrant que dans les nématocystes du Scyphistome de *Chrysaora*, la coque de la capsule est formée de deux couches et que la paroi naît par dépôt de chitine contre la paroi interne de la vacuole cnidogène.

Les faits nouveaux apportés ici concernant le développement des nématocystes, nous permettent de préciser les quelques points suivants.

Nous avons montré dans le chapitre précédent que dans les cellules du Scyphistome existent deux sortes de vacuoles : les vacuoles digestives et les vacuoles d'élaboration. Les vacuoles cnidogènes se rangent dans ce dernier groupe. Les trois catégories de nématocystes sont à leur début formées dans des vacuoles et n'ont aucune relation directe avec le cytoplasma. C'est, tout d'abord, au sein du suc vacuolaire que se produit

un corps sphérique (fig. 25, 1), qui possède des propriétés toutes différentes de celles des produits cytoplasmiques. Avec une intermittence plus ou moins marquée, ce corps sphérique grandit, de sorte qu'il remplit complètement la vacuole et se trouve plus ou moins en contact avec le cytoplasma, qui la limite extérieurement. Ce cytoplasma sécrète



FIG. 25. — Formation du nématocyste observé *in vitro* : 1, 2, 3, divers aspects de condensation de la vacuole cnidogène dont l'une l'une (1) est capable d'absorber l'encre de Chine; 4, fusion de trois vacuoles; 5, apparition de vacuole secondaire; 6 et 7, localisation de la vacuole; 8 et 9, l'achèvement de la formation de la membrane interne de la capsule et l'élaboration de la membrane externe; 11, 12, 13, formation du nématocyste de la première catégorie, et l'aspect de vacuole secondaire; 14, formation de vacuole d'eau et persistance de vacuole secondaire; 15, nématocyste, vacuole d'eau qui lui entoure sont définitivement formés et l'apparition d'une nouvelle vacuole cnidogène. Coloration : rouge neutre et l'encre de Chine.

une substance dans laquelle se forment des dépôts chitinoïdes, qui s'appliquent directement contre la surface du corps sphérique (fig. 25, 5, 9, *vi*). C'est le point de départ de la formation du filament (première et deuxième catégorie de nématocyste) ou du tube (troisième catégorie). Dans les premiers cas le dépôt s'accumule dans la zone équatoriale, soit dispersé irrégulièrement, soit rangé régulièrement et présentant dès le début l'aspect du filament enroulé (deuxième catégorie). Dans le second

cas ces substances chitinoïdes enveloppent la moitié de la sphère (8 *v*₂, 9 *d*). La disposition topographique suivant laquelle le corps sphérique s'organise dans la vacuole peut se modifier suivant la fréquence de la précipitation du dépôt. C'est ce qui détermine la forme future du nématocyste. C'est ainsi que dans la première catégorie la précipitation du dépôt reste longtemps équatoriale, les deux pôles restant nus (fig. 22, 5), ce qui leur permet d'avoir une forme semblable et arrondie. Dans la deuxième catégorie la tendance à la précipitation se manifeste uniquement vers l'un des pôles, ce qui donne à ce pôle une forme plus pointue et contribue à donner à l'ensemble une forme d'amande (fig. 25 *f*). Dans la troisième catégorie, la moitié de la sphère est enveloppée par le dépôt, mais à la suite de la précipitation toujours plus fréquente dans la région centrale de la moitié enveloppée, on obtient une forme à deux pôles pointus et semblables (fig. 25, 7 et 9).

Après avoir formé le filament la sécrétion continue pour la construction de la membrane interne de la capsule. Mais elle est précédée d'une période d'intermittence, qui laisse, entre le filament et la paroi, un espace rempli naturellement par le suc vacuolaire. La paroi interne se formant à la fin de la formation du filament, elle se réunit à ce dernier par l'un des pôles. On peut admettre aussi, que, pendant la période d'intermittence, le suc qui entoure les enroulements des filaments, subit une condensation plus ou moins grande. La nouvelle sécrétion de substances chitinoïdes se dépose sur le suc condensé grâce à sa plus faible densité et s'y précipite en formant une paroi primaire moulée par le suc condensé (fig. 25, 14).

Après l'achèvement de la formation de la paroi interne il existe encore une courte intermittence, qui correspond au repos du cytoplasma après une sécrétion abondante. Mais aussitôt la sécrétion réapparaît. Cette fois les substances sécrétées se déposent directement sur la paroi. En étudiant comparativement la formation de la paroi externe (scléra) des trois catégories de nématocystes, nous constatons que cette dernière sécrétion est particulièrement lente à cause de l'épuisement du cytoplasma cnidogène. Ceci permet au nématocyste d'avoir une paroi externe épaisse et résistante. Après cette dernière sécrétion le cytoplasma est complètement corrodé et refoulé dans un coin, avec son noyau, sous forme d'une demi-lune.

En ce qui concerne la dévagination des nématocystes, il s'agirait d'une part de déterminer si la pression intracapsulaire est la cause principale de la dévagination et d'autre part de trouver l'origine de cette pression. Cette dernière question est étroitement liée à celle de la perméabilité de la paroi capsulaire et de la contractilité des tissus du cnidoblaste ou de la paroi cnidocystique. Deux groupes d'opinions ont été émises : les unes attribuent la dévagination soit au gonflement du contenu capsulaire, soit

à la substance épitubulaire à la suite de son contact avec l'eau ; les autres considèrent que la contraction est la cause de la dévagination. Plusieurs auteurs ont constaté que, soit par une excitation (EWALD, 1915), soit par une pénétration (WILL, 1920), les acides et les bases pouvaient agir sur le contenu capsulaire et déterminer ainsi la dévagination du filament. Quel que soit le mécanisme de la dévagination, la perméabilité de la paroi capsulaire et du tube vis-à-vis de certains réactifs a été constatée à diverses reprises par différents auteurs. Grâce à cette propriété nous avons pu observer souvent, *in vitro*, la dévagination ralentie par divers réactifs. Mais cette dévagination artificielle ne peut en aucune façon être considérée comme identique à la dévagination naturelle. La cause qui détermine la dévagination naturelle est évidemment tout autre. On constate généralement l'augmentation de volume de la capsule au cours de la dévagination, cette modification ne peut s'expliquer que par une augmentation du contenu capsulaire.

WEILL (1925) a constaté l'existence d'une pression [intracapsulaire ; il a noté que « cette pression lorsqu'elle est développée normalement sous l'influence de l'eau, suffit à produire la dévagination, sans le secours d'aucune sécrétion spirale ». Cette constatation est d'accord avec nos observations. Nous avons constaté que les nématocystes d'un Schyphistome pressé et observé *in toto*, se dévagent successivement sous l'influence de la contraction générale du tissu de l'animal. Cette contraction est donc la cause primordiale de la dévagination. C'est elle qui détermine une pénétration de l'eau dans la paroi capsulaire et provoque ainsi un gonflement du contenu. C'est là l'origine de la pression intracapsulaire.

Mais d'où vient cette eau qui se trouve constamment dans l'ambiance des nématocystes ? Nous avons vu que la vacuole formatrice d'un nématocyste devenait finalement une simple vacuole d'eau, entourant le nématocyste qu'elle a formé. La paroi de cette vacuole d'eau est très peu résistante ; elle persiste rarement chez les nématocystes isolés. La pénétration de l'eau de la vacuole dans la capsule ne semble pas s'expliquer suffisamment par la perméabilité de la paroi capsulaire, car si cette dernière est à un certain degré perméable à l'eau, la pénétration est toujours lente. La pression intracapsulaire peut provoquer, à cause de cette perméabilité, une exosmose du contenu et la pression serait ainsi ramenée à sa valeur primitive. C'est pour cela que nous pensons que la contraction du cnidoblaste est un facteur primordial. C'est elle qui produit d'abord une pression extracapsulaire qui détermine une pénétration rapide de l'eau vacuolaire, annihile en même temps l'exosmose du contenu et provoque ainsi une pression intracapsulaire. Les réactifs acides et basiques peuvent aussi produire une pression intracapsulaire, et ceci parce que la pénétration de

ces réactifs est plus rapide que l'exosmose du contenu. Quand ils sont concentrés ils produisent aussi une pression extracapsulaire ; quand ils sont étendus ils provoquent une dévagination ralentie.

Il nous reste à remarquer que le fonctionnement physiologique du nématocyste est lié étroitement aux fonctions de la vacuole formatrice du cnidoblaste. La dévagination naturelle très rapide ne peut être produite que par une concordance des diverses phases successives, qui sont déterminées vraisemblablement, comme nous l'avons dit, par une contraction du tissu, une pression extracapsulaire, une pénétration de l'eau vacuolaire provoquant un gonflement du contenu, d'où une pression intracapsulaire qui déclanche la dévagination rapide.

IV. — DIGESTION

1. — Historique

Les phénomènes digestifs chez les Cœlentérés ont été étudiés depuis longtemps par plusieurs auteurs. Ces animaux attirent surtout l'attention par leur pouvoir d'ingérer des proies de taille considérable. En 1880 METCHNIKOFF a signalé que chez les Actinies la digestion s'accomplit à l'intérieur des cellules endodermiques de la cavité gastrale. WILLEM (1892), CHAPEAU (1893) et BJELOWSSOW (1895) ont confirmé cette observation. La discussion n'a porté dès lors que sur les phénomènes du commencement de la digestion. Il s'agissait en effet de savoir si pendant cette période on avait affaire à une digestion ou à une dissociation, cette dernière se faisant soit à l'aide du liquide de la cavité gastrovasculaire (WILLEM et CHAPEAU), soit au contact intime des cellules sécrétantes (KRUKENBERG, 1882). Mais KRUKENBERG a affirmé après avoir étudié l'Actinie que toutes les actions digestives sont extracellulaires.

FRÉDÉRICQ et KRUKENBERG (1878) ont étudié, *in vitro* les diastases et ont confirmé qu'elles contenaient de la trypsine.

MESNIL (1905) a étudié aussi l'Actinie et a signalé que chez elle il n'y a pas de digestion extracellulaire, que le liquide gastro-vasculaire est dépourvu de diastases et enfin qu'il n'y a pas normalement de sécrétion d'acide en dehors des cellules digestives. En broyant la paroi endodermique, il a trouvé dans l'extrait diverses enzymes : protéase, lipase et une faible quantité d'amylase.

METCHNIKOFF s'est servi de rouge neutre pour teindre les inclusions des vacuoles digestives chez les Tubulaires et les Actinies.

H. MOUTON (1902) a utilisé le même colorant pour étudier la digestion intracellulaire des Amibes et des Ciliés. Mais c'est à BRANDT (1878) que l'on doit la première indication de cette introduction facile de certaines substances colorantes peu toxiques à l'intérieur de la cellule vivante.

E. HÉROUARD a employé les aliments pigmentés pour nourrir les Scyphistomes. Il a constaté que dans la cavité gastrale de ces derniers, la paroi seule absorbe les aliments tandis que les quatre plis gastraux, ainsi que les filaments restent toujours incolores.

La question de l'existence ou non d'une digestion extracellulaire,

toujours discutée, est reprise récemment par BODANSKY. Il a étudié (1924) le *Metridium marginatum* et a confirmé le point de vue de FRÉDÉRICQ et KRUKENBERG. Il a constaté que dans le liquide gastral existent diverses diastases et notamment la trypsine et l'amylase. Il a signalé que ces ferments pouvaient aussi être rencontrés en dehors de la cellule digestive. Il a conclu enfin que les enzymes digestives sont en majeure partie intracellulaires ; cependant une désintégration partielle des aliments peut s'effectuer dans la cavité gastrale par suite de processus antolytiques et par suite aussi de la présence d'enzymes extracellulaires, prenant leur origine dans les cellules qui bordent le filament mésentérique.

2. — Méthode employée au cours des recherches

Si l'étude des enzymes est peu commode par suite de la faible quantité d'extraits qu'on peut obtenir en broyant un animal, aussi petit qu'un Scyphistome, l'étude des phénomènes extra et intracellulaires est au contraire très aisée. La petitesse de l'animal et la simplicité des organes facilitent l'observation microscopique. Dans un simple élevage on peut réaliser des expériences très diverses.

Pour étudier le pouvoir digestif du liquide gastral sécrété par les cellules endodermiques au cours du fonctionnement normal, nous avons donné à l'animal différents aliments tels que des œufs d'Oursin, des petits Copépodes, des fibres musculaires de certains Mollusques et de petites Algues marines. Nous avons étudié également *in vitro* le liquide gastral. Il était obtenu soit par une simple dissection (liquide extracellulaire), soit par écrasement de l'animal (liquide extra- et intracellulaire). Le liquide était placé dans le creux d'une lame excavée, bien désinfectée, et couvert d'une lamelle. Le changement d'aspect de l'aliment qu'on y mettait pouvait être observé ainsi au microscope. On peut de même observer la réaction qui se produit dans cet extrait en présence de tel ou tel réactif.

Pour étudier les phénomènes cytologiques au cours du fonctionnement de la digestion d'un Scyphistome nous avons employé trois séries d'opérations.

1^o OBSERVATION A L'ÉTAT VIVANT

L'animal à jeun ou alimenté est observé avec plusieurs colorations vitales et post-vitales. Les colorants utilisés sont principalement le rouge neutre et le vert Janus. L'animal alimenté est observé toutes les 4 heures. On le plaçait préalablement dans un verre de montre contenant de l'eau

de mer. Puis on y ajoutait quelques gouttes de colorant, dissous dans de l'eau de mer. Nous le laissions dans l'obscurité comme nous l'avons signalé plus haut. L'animal est ensuite écrasé fortement entre lame et lamelle pour que les cellules endodermiques soient écartées les unes des autres.

2° FIXATION DE LA PRÉPARATION COLORÉE A L'ÉTAT VIVANT

Pour établir la correspondance entre les éléments colorés à l'état vivant et ceux fixés par les techniques histologiques nous avons trouvé un nouveau procédé, que nous avons signalé plus haut. L'opération est toujours réalisée au microscope, non seulement pour contrôler la technique, mais encore pour observer de plus près le changement morphologique, que subissent les éléments cellulaires au cours de l'opération.

3° PROCÉDÉS D'IMPRÉGNATION MÉTALLIQUE ET PROCÉDÉS MITCHONDRIAUX

L'animal était toujours fixé après un délai d'environ 4 heures, pour comparer avec les phénomènes observés à l'état vivant ou au cours de la fixation post-vitale.

Enfin pour compléter notre étude des phénomènes de digestion intracellulaire nous avons fait une expérience en dissolvant dans le milieu d'élevage une substance nutritive connue.

Nous avons choisi deux groupes d'individus sensiblement identiques et nous les avons placés chacun dans un récipient. L'un des deux contenait de l'eau de mer soigneusement filtrée et additionnée d'une certaine quantité de peptone de Witte ; l'autre contenait seulement de l'eau de mer filtrée et privée ainsi de tous ses éléments nutritifs. Puis nous employions les trois procédés décrits ci-dessus et nous étudions comparativement leurs résultats.

Pour connaître les conditions d'activité de la protéase intracellulaire il a fallu faire absorber aux animaux des réactifs colorants, dont la teinte puisse apparaître au microscope et soit capable de changer suivant la réaction acide ou alcaline du milieu.

Nous avons employé, à cet effet, des aliments colorés par du rouge neutre. Dans cette expérience nous avons fait deux sortes d'observations. La première est d'ordre topographique ; grâce à la semi-transparence de l'ectoderme, l'animal peut être observé *in toto* au microscope. On peut ainsi suivre de près ce que devient l'aliment coloré dans le corps de l'animal. La seconde comporte l'examen des phénomènes intracellulaires. Nous avons

alimenté ainsi un grand nombre d'animaux. Nous les avons écrasés et étalés sur la lame et nous les avons observés sans les colorer. Ils nous permirent de constater, d'une part que tels ou tels éléments cellulaires participaient à l'action digestive, et d'autre part le changement de coloration des aliments ingérés ou digérés indiquait au moment considéré l'état acide alcalin du milieu.

Pour étudier la transformation et la translation des matières digérées, nous avons réussi à faire des coupes en série avec des individus ayant avalé des aliments colorés au rouge neutre. La seule cause d'insuccès est que les substances colorées sont déteintes par l'alcool éthylique absolu, au cours de la déshydratation. Ayant trouvé un procédé pour conserver dans les coupes la teinte du rouge neutre, nous l'avons employé ici pour étudier la translation des substances digérées. C'est d'ailleurs le seul procédé qui nous ait permis de mettre en évidence la translation des aliments colorés dans le corps de l'animal. Car les phénomènes qui se passent entre les deux feuillets et le rôle qu'y jouent les cellules mésogléennes ne peuvent jamais être observés à l'état vivant. Pour l'étude de ces processus nous utiliserons comme fixateur le liquide de Bouin-Hollande à acide trichloracétique. Le lavage après la fixation est prolongé pendant 3 à 4 heures, afin d'éliminer l'excès d'acide picrique. La déshydratation est faite d'abord dans un mélange d'alcool à 80° additionné de 1/4 de son volume d'alcool amylique, puis dans de l'alcool amylique pur, dans un mélange à parties égales d'alcool amylique et de toluène et enfin dans du toluène pur. Les coupes ainsi obtenues ont un fond jaunâtre ; certains éléments cellulaires sont colorés en jaune ; la teinte du rouge neutre est fidèlement conservée. On peut étudier aussi sur ces coupes le chondriome et ses relations avec les substances digérées, grâce à l'action de l'acide trichloracétique qui le conserve quelquefois parfaitement.

Les préparations faites par les diverses techniques indiquées plus haut ont été étudiées comparativement.

3. — Digestion extracellulaire

Nous avons déjà montré (1929 c) que chez les Scyphistomes la digestion n'est pas accomplie uniquement dans les cellules digestives, mais aussi dans la cavité gastrale. La matière ingérée subit successivement deux phases de transformation : d'abord par le liquide gastral, expulsé dans la cavité au moment où les cellules endodermiques sont excitées par la présence de la proie, puis par le liquide intracellulaire, qui est contenu dans les vacuoles des cellules digestives.

Nous étudierons ici d'abord la transformation subie par les matières ingérées dans la cavité gastrale, c'est-à-dire la digestion extracellulaire.

1^o NOURRITURE DU SCYPHISTOME

Les Scyphistomes se nourrissent généralement d'animaux de petite taille, souvent microscopiques. Une fois saisie par un ou plusieurs tentacules la proie ne peut s'échapper que rarement à cause de la contraction rapide des tentacules et des nombreux filaments urticants des nématocystes. Paralysée par ces derniers la proie est amenée petit à petit vers la bouche, puis saisie par les lèvres puissamment musclées ; suivant la taille de la proie les lèvres peuvent s'étendre ou se rétrécir fortement. Après avoir avalé une proie de taille considérable le Scyphistome présente un aspect caractéristique : tous les tentacules sont fortement contractés, le fouet ayant sensiblement diminué de longueur et pris la forme d'un court bâtonnet. La bouche se ferme complètement et la cavité gastrale se contracte aussi laissant voir à l'extérieur plusieurs replis transversaux. Cet aspect ne disparaît qu'après l'achèvement de la digestion extracellulaire. Chez un individu suralimenté, la cavité gastale est toujours remplie par une grande quantité de mélange du liquide gastral et de la nourriture ; l'animal gardera toujours cet aspect sans pouvoir revenir à l'état normal. Si ces conditions persistent l'animal aboutit à un état de dépression : les tentacules tombent ; les lèvres et la cavité gastrale s'extroversent.

Si au contraire le contenu de la cavité peut être absorbé par les cellules digestives, le Scyphistome reprend sa forme normale.

Le plissement de la cavité correspond au moment de l'expulsion du liquide cavitare. La durée de cette phase est de deux à quatre heures. La matière alimentaire noyée dans ce liquide est dissociée rapidement en petits fragments puis transformée en une sorte de bouillie épaisse, enfin absorbée directement par les cellules de la paroi de la cavité gastrale. Sauf quelques substances résistantes, telles que la chitine, les noyaux volumineux, les matières d'origine végétale, l'objet avalé ne séjourne pas plus de 6 heures dans la cavité. Quant aux œufs d'Oursin, aux glandes génitales de certains Mollusques, et au foie de veau en morceaux de dimensions convenables, ils disparaissent de la cavité en moins de douze heures. Au bout de ce temps, la bouche s'ouvre de nouveau et il n'y a plus dans la cavité, ni substances digérées, ni liquide gastral. C'est alors que commence la période de la digestion intracellulaire.

2^o MÉCANISME D'EXPULSION DU LIQUIDE GASTRALE

La majeure partie du liquide gastral est primitivement contenu dans les cellules des filaments gastreaux. A l'état de jeûne l'éphyrulum de Scyphistome ne présente aucun plissement, les filaments gastreaux s'écartent l'un de l'autre. Après l'ingestion d'une proie, les lèvres étant fermées, les



FIG 26. — Scyphistome ayant englobé un aliment volumineux. La digestion extracellulaire est bien avancée, la paroi a commencé à se déplisser en absorbant les substances semi-digérées : *a*, *p*, paroi coupée en face ; *s*, souche ; *l*, cloison gastrale. La coupe passe par les perradius.

tentacules contractés, la surface péristomienne influencée se contracte à son tour, puis c'est le tour des entonnoirs péristomiaux. La conséquence de ces faits est la contraction du ténioles, qui raccourcit la hauteur de la cavité gastrale (fig. 26). Les filaments gastreaux sont alors rapprochés et raccourcis, et expulsent leur contenu liquide. On voit à ce moment, dans les coupes, les cellules de ces filaments diminuer visiblement de taille et les filaments prendre une forme grêle.

Les cellules de la paroi gastrale sont pour la plupart elles aussi des cellules vacuolaires ; elles expulsent à ce moment une quantité

notable de leur contenu liquide, d'ailleurs beaucoup moins abondant que celui qui provient des filaments. L'aspect de la paroi de la cavité est très caractéristique, elle présente un plissement fort serré, l'espace persistant entre deux plis étant très réduit (Pl. III, fig. 8). L'expulsion du liquide se produit assez vite, mais l'aspect de la paroi du filament ne change pas immédiatement ; cet aspect persiste longtemps si la proie ingérée est difficile à dissocier.

3° LIQUIDE GASTRAL

Le liquide gastral ne représente pas rigoureusement le liquide expulsé par cellules des filaments et de la cavité, car il est considérablement dilué par une quantité d'eau de mer, restée dans la cavité après la fermeture de la bouche. Il est transparent, légèrement visqueux et incolore à l'état frais. Il ne précipite ni par la chaleur, ni par le sulfate d'ammoniaque ; il ne présente pas les réactions des albuminoïdes. Le pH varie entre 6,5 et 7,5. C'est donc le plus souvent un milieu à peu près neutre tandis que l'eau de mer de mon élevage avait un pH de 8 environ.

Pour étudier le pouvoir digestif du liquide gastral nous avons fait, avec une lame excavée, des expériences *in vitro*. Un petit morceau de foie de veau plongé dans ce liquide est désagrégué au bout de 12 heures en un liquide épais et opaque. Ce liquide est tout à fait semblable à celui que contient la cavité gastrale d'un Schyphistome ayant ingéré un fragment semblable ; mais *in vivo* 6 heures suffisent pour la transformation.

Le pouvoir digestif du liquide gastral est d'ailleurs variable suivant la nature des matières ingérées. Avec une matière difficile à digérer ou trop volumineuse pour que les cellules digestives puissent l'englober directement, la sécrétion de liquide est abondante et son pouvoir digestif est de ce fait augmenté. Lorsque par exemple un petit Copépode est avalé sa carapace chitineuse oppose une grande résistance. Cependant, après un séjour relativement long, l'attaque peut se produire et on finit par ne plus voir dans la cavité que quelques petits fragments chitineux. Ces faits laissent penser que, non seulement il y a augmentation quantitative du liquide gastral, mais encore renforcement de sa teneur en diastase. On peut en effet observer dans ce cas que le liquide présente une différence avec les liquides sécrétés vis-à-vis d'une matière facile à digérer : c'est l'existence de grains minuscules mélangés au liquide. Ces grains peuvent être observés à l'état frais, grâce à leur réfringence ; ils se colorent intensément par l'hématoxyle au fer après fixation au sublimé azotique. Comparés aux grains encore contenus dans les cellules digestives, ils sont tout à fait semblables. Ce sont donc des grains de sécrétion, qui peuvent être

expulsés directement par les cellules, à la suite d'une excitation prolongée.

Cette interprétation est aussi confirmée par l'expérience *in vitro*. Nous avons mis un petit Copépode dans du liquide gastral, contenu dans l'excavation d'une lame de verre et obtenu par une simple dissection de plusieurs Scyphistomes, deux heures après un repas de foie de veau ou d'œufs d'Oursin. Malgré un séjour prolongé (jusqu'à 30 heures environ) c'est-à-dire bien supérieur à celui qui eût suffi, dans la cavité gastrale, à activer la digestion, le petit Copépode restait toujours inattaqué. Mais si nous ajoutions une certaine quantité d'extrait obtenu par broyage de la paroi de la cavité gastrale, le Copépode commençait aussitôt à être dissocié. Nous avons fait aussi la même expérience avec un petit morceau de muscle de Bœuf, plus résistant que le foie de veau et moins résistant qu'un Copépode. Il fallut aussi une petite quantité d'extrait de paroi gastrale pour obtenir sa dissociation. Avec les œufs d'Oursin, l'extrait n'était pas nécessaire à la digestion; mais les noyaux des Oocytes persistent toujours même avec addition de cet extrait. On peut admettre que la substance nucléaire et surtout la membrane nucléaire ne peuvent pas être attaquées dans la digestion extracellulaire. C'est pour cela qu'on observe souvent dans les coupes des noyaux volumineux en voie de morcellement, qui sont absorbés directement par les cellules digestives.

Nous avons essayé aussi de faire une autre expérience, *in vitro* et *in vivo*, avec des matières d'origine végétale, Algues marines et petits fragments de pomme de terre. Le résultat fut tout autre. Ces matières restèrent absolument inattaquées *in vitro* malgré l'addition d'une quantité relativement grande d'extrait. Elles furent même rejetées au dehors par le Scyphistome après un séjour de deux heures dans sa cavité gastrale. Cela prouve qu'elles ne peuvent pas être absorbées par les cellules digestives. L'absence totale de l'amylase dans le liquide gastral et dans les cellules digestives est donc indiscutable.

Normalement les matières semi-digérées, mélangées au liquide gastral, sont à l'état de liquide visqueux, semi-transparent ou opaque. Les substances chitineuses sont transformées totalement dans la cavité gastrale, elles sont rejetées parfois au dehors, sous forme de petits fragments durs et épais.

4^o ABSORPTION DES MATIÈRES SEMI-DIGÉRÉE

Les matières déjà semi-digérées dans la cavité gastrale restent pour la plupart à l'intérieur d'un pli de la paroi (pl. III, fig. 8). Elles sont ainsi en contact avec les cellules digestives. Peu à peu elles sont absorbées par

ces dernières à mesure que les plissements s'étirent. Les filaments gastriques et les cellules glandulaires du fond de la cavité gastrale ne participent pas à ce processus. Car j'ai constaté dans les coupes, faites sur des Scyphistomes nourris par des aliments préalablement colorés, que seule la zone des cellules vacuolaires les absorbait visiblement tandis que les cellules des filaments gastriques ne les absorbent que rarement. Quant aux cellules du fond de la cavité, elles ne contiennent jamais de ces matières colorées. Le processus d'absorption s'effectue généralement d'une manière assez rapide. Il est connexe du déplissement de la paroi, car l'absorption et le déplissement se produisent presque en même temps. Pour cette raison la fin de l'absorption est précisément le moment où le corps de l'animal reprend sa forme naturelle. On observe à ce moment l'allongement des ténioles, la réouverture de la bouche, l'allongement des tentacules et le déplissement de la paroi, qui se produisent tous en même temps. La cavité gastrale est alors à nouveau remplie par de l'eau de mer.

Les cellules cavitaires possèdent non seulement le pouvoir d'absorption des matières fluides, mais aussi des matières solides. J'ai constaté que les noyaux d'oocytes indigérables dans la cavité, étaient absorbés souvent directement par ces cellules (pl. III, fig. 7), ainsi que le sont les fragments de certains muscles.

Il faut noter aussi le rôle important joué par les cils vibratiles des cellules cavitaires. Grâce à leur mouvement continu ils peuvent amener des objets à se rapprocher des cellules. En examinant le Scyphistome à l'état vivant on peut constater que le battement des cils des cellules cavitaires est particulièrement actif au moment de l'absorption.

4. — Digestion intracellulaire

Les matières semi-digérées, absorbées par les cellules digestives, se présentent sous forme de boules de diamètre variable. Elles sont toutes situées au-dessous de la face libre de la cellule. Plus elles sont digérées et transformées plus elles changent de position en se rapprochant d'abord du noyau, puis allant s'accumuler pour la plupart au-dessous du noyau, c'est-à-dire contre la membrane basale qui sépare la cellule de la mésoglée.

Au cours de la digestion intracellulaire ces boules changent progressivement de colorabilité, dans mes préparations colorées par l'éosine et le vert lumière. Elles sont d'abord éosinophiles puis elles présentent une affinité de plus en plus nette pour le vert lumière ; enfin celles qui sont déjà totalement transformées et n'ont plus aucune relation spécifique avec les vacuoles

digestives, sont exclusivement colorées en vert. Au cours de ce changement leurs dimensions diminuent. Il s'agit là d'un phénomène de condensation.

Mais ce qui est fort intéressant, c'est le rôle que jouent certains éléments cellulaires tels que les vacuoles. La technique de la confrontation des divers processus histologiques et surtout l'observation directe au microscope du changement de forme des vacuoles et de leurs rapports avec les boules au cours de la digestion intracellulaire, nous conduisent à interpréter quelques phénomènes cytologiques. Nous décrirons ici les faits que nous avons pu établir.

1^o VACUOLES DIGESTIVES

Dans la digestion intracellulaire les vacuoles des cellules digestives jouent un rôle prépondérant. C'est pour cela que nous les appelons vacuoles digestives ; mais elles présentent une différence assez nette avec celles d'un être unicellulaire.

Ces éléments ne possèdent pour ainsi dire pas de forme définie, les contours que nous avons observés chez elles sont toujours temporaires. Les vacuoles changent de forme, de disposition et de résistance vis-à-vis des agents vitaux ou histologiques. Tout cela dépend de leur état physiologique, autrement dit de leur état fonctionnel. On ne peut guère les décrire et les comprendre en se fondant uniquement sur des observations pendant quelques phases isolées.

Les vacuoles présentent à l'état de repos des formes plus ou moins arrondies et de très petit diamètre (pl. III, fig. 1, 6, 12 et 17). Elles sont généralement très nombreuses et toujours situées à la périphérie de la cellule ; leur disposition est assez homogène. Elles ne sont pas agglomérées, mais toujours écartées l'une de l'autre. Leurs formes varient suivant les circonstances de l'observation. Colorées par le rouge neutre elles sont rondes et présentent une teinte rouge. Imprégnées par le nitrate d'argent après fixation au fixateur de Cajal, elles présentent une forme plus ou moins ovoïde, ou bien ont une forme de croissant. J'ai souvent observé cette dernière forme dans les cellules des filaments gastreaux mais très rarement dans les cellules cavitaires. Les vacuoles en croissant sont d'ailleurs tout à fait analogues à celles que nous avons observées dans les cellules endodermiques de la Planula. Telles sont les vacuoles caractéristiques d'une cellule en état quiescent. Dans les cellules des filaments gastreaux elles sont en relation étroite avec les grains de sécrétion. Il est probable que ces derniers sont élaborés par les vacuoles, comme plusieurs auteurs l'ont démontré pour divers autres Invertébrés.

D'après tous les caractères que nous venons d'énumérer ci-dessus, nous sommes conduits à admettre que les vacuoles ne sont autre chose que des Dictyosomes, des ergastoblastes ou encore des lépidosomes.

Dans les cellules cavitaires on ne voit pas souvent les vacuoles à l'état de repos. On y trouve par contre des phases intermédiaires, qui permettent de constater la relation entre ces vacuoles et les vacuoles de grande taille, qui viennent d'accomplir une action digestive. La cavité gastrale de l'animal est en effet remplie d'eau de mer, et cette dernière contient toujours des organismes microscopiques, qui peuvent être amenés par les cils vibratiles et englobés par les cellules cavitaires ; de sorte que celles-ci sont souvent dans une phase de digestion active.

Lorsque les matières semi-digérées sont entrées dans la cellule et y restent sous forme de boule, les vacuoles ne tardent pas à se déplacer vers elles, puis s'accolent à elles (pl. III, fig. 1, 2, 3, 4) plusieurs vacuoles pouvant s'accoler à une même boule. Nous sommes ici dans un milieu protoplasmique où se trouvent deux sortes d'espaces remplis par deux substances fluides de densités différentes, qui se mettent en communication et en échanges mutuels, car non seulement la boule subit une profonde transformation, mais les vacuoles elles aussi augmentent de diamètre. Les vacuoles cèdent une partie de leur contenu à la boule ; c'est un fait facile à observer. Au début, la boule qui vient d'entrer dans la cellule ne se colore pas par le rouge neutre, tandis que les vacuoles se colorent intensément en rouge par le même réactif. Après quelque temps de contact la boule se teinte en rouge brique en même temps que les vacuoles se subdivisent en plusieurs petites vacuoles. Puis celles-ci se refusionnent de plus en plus entre elles et avec la boule qui se colore en même temps d'une teinte plus foncée, d'abord rose, puis rouge (pl. II, fig. 3, 4). Enfin plusieurs vacuoles se réunissent ainsi en une seule ou en deux grandes vacuoles, qui restent en contact avec la boule, tandis que cette dernière a déjà la même teinte que les vacuoles. Deux jours après le repas les boules redeviennent incolores par le rouge neutre, tandis que les vacuoles se laissent toujours colorer en rouge (pl. II, fig. 5).

On remarque ici que les vacuoles cèdent une petite quantité de leur contenu. La présence de cette substance dans la boule peut la transformer profondément, et en revanche les vacuoles elles-mêmes renouvellent ainsi une partie de leur contenu, de façon à conserver ou même à augmenter leur diamètre.

Après quoi les vacuoles se séparent de la boule, puis se dirigent vers le noyau, et restent temporairement tout près de lui (pl. II, fig. 5).

A ce moment précis, dans les coupes traitées par imprégnation métallique, argent ou osmium, et fixées au fixateur de Cajal et Da Fano, on

observe, à côté du noyau, à l'endroit que plusieurs auteurs désignent comme zone de l'appareil Golgi, un amas anastomosé, réticulé souvent irrégulièrement, d'aspect tout à fait analogue à celui d'un appareil réticulaire de Golgi (pl. II, fig. 16). Cette forme si nette et si caractéristique, que les techniques d'imprégnation révèlent si facilement, n'a jamais pu être mise en évidence dans les cellules vivantes, colorées par le rouge neutre, malgré de nombreux essais exécutés avec beaucoup de soin.

Cependant nous avons pu observer des formes intermédiaires entre la forme ronde légèrement aplatie des vacuoles révélées par le rouge neutre et la forme réticulaire révélée par l'imprégnation.

Comme nous l'avons décrit plus haut, nous avons pu observer sous le microscope, dans une même cellule vivante, préalablement colorée par le rouge neutre, que les vacuoles déjà décollées de la boule se déforment et s'agglomèrent, sous l'influence des agents fixateurs et déshydratants en un amas irrégulier parfaitement analogue à celui que produit l'imprégnation (pl. II, fig. 7, 8 et 9). Nous avons pu ainsi constater que l'amas irrégulier est composé par des vacuoles chromophiles, déformées par les agents de fixation et de déshydratation. Car, sous l'influence de ces derniers, une vacuole peut se déformer en bâtonnet flexueux et plusieurs vacuoles se trouvant en contact être fusionnées en une masse unique.

Les vacuoles chromophiles vis-à-vis de l'imprégnation métallique sont toujours plus volumineuses et se colorent d'une façon moins intense par le rouge neutre. Elles présentent une polarité assez nette : elles sont situées généralement entre la face libre de la cellule et son noyau, qui, dans une cellule vivante, est toujours excentrique. A ce stade, les vacuoles sont à l'état de repos et la cellule ne peut plus, pendant un certain temps, accomplir une nouvelle digestion intracellulaire. Les enclaves sphériques, provenant de la transformation des boules de matières digérées, bourrent le protoplasma et s'accumulent de plus en plus entre le noyau et la base de la cellule, contiguë de la mésoglée; tandis qu'à l'état vivant le noyau devient momentanément central (pl. II, fig. 16).

Mais ces éléments vacuolaires évolués peuvent redevenir chromophobes. Ils se fractionnent et se divisent chacun en plusieurs petites vacuoles, qui ne tardent pas à se déplacer vers la périphérie de la cellule et s'y dispersent comme auparavant. La cellule est alors redevenue capable d'accomplir une nouvelle digestion (pl. III, fig. 1 et 4).

Le Scyphistome nous présente ainsi, dans ses processus de digestion intracellulaire, un cycle évolutif complet des vacuoles, qu'on peut rarement observer dans une même cellule chez les animaux pourvus d'organes digestifs plus complexes. Dans le cas de ces derniers les cellules d'un organe ne présentent chacune que certaines des phases du cycle évolutif des vacuoles

digestives suivant les fonctions physiologiques dont est chargée la cellule. Dans le Scyphistome aussi, l'intervalle qui sépare la phase des vacuoles chromophiles de celle des vacuoles chromophobes est beaucoup plus long. Après un repas artificiel les cellules digestives sont bourrées d'enclaves nouvelles et les grandes vacuoles chromophiles restent toujours dans la zone de l'appareil Golgi. Elles redeviennent chromophobes lorsque la cellule s'est débarrassée d'une partie de ses enclaves. Pour un individu moyen cette période a une durée de dix à quinze jours. Dans mon élevage les repas artificiels étaient pour cette raison espacés de quinze jours. Si les enclaves sont relativement moins nombreuses et situées dans d'autres régions que sous la surface libre, les cellules digestives sont capables d'accomplir aussitôt une nouvelle digestion, et on constate alors dans leur protoplasme l'existence de petites vacuoles chromophobes.

Chondriome. — Le chondriome qu'on observe dans les cellules intestinales des animaux supérieurs, présente souvent des changements de forme ou de place pendant la période d'absorption des aliments. Il a été considéré par plusieurs auteurs comme participant activement aux fonctions de la cellule en donnant directement naissance aux substances sécrétées ou encore en produisant des grains de sécrétion donnant à leur tour des substances sécrétées. Ces considérations se fondent généralement sur deux faits : changement de forme et déplacement du chondriome au moment où le fonctionnement des cellules se manifeste. Mais tout récemment on a émis des opinions, parfois un peu contradictoires, affirmant que le chondriome n'a aucune relation avec la sécrétion cellulaire. Chez le Scyphistome, le comportement du chondriome dans la digestion intracellulaire est facile à étudier en raison du cycle complet des phénomènes digestifs.

En examinant les cellules digestives colorées à l'état vivant par le vert Janus, nous avons constaté que leur chondriome se présente sous forme de mitochondries granuleuses toujours entremêlés avec les petites vacuoles chromophobes, à la périphérie de la cellule (pl. III, fig. 1). Au commencement de la digestion intracellulaire, on observe nettement le déplacement des vacuoles qui se décolle de la boule des matières semi-digérées ; les chondriocontes au contraire ne changent ni de forme ni de place : ils ne sont tout d'abord pas affectés. Mais un peu plus tard, en même temps que les vacuoles se fusionnent entre elles, les mitochondries émigrent vers le centre (pl. III, fig. 3). Le fait est encore plus net dans les coupes faites par les techniques mitochondriales. Mais les mitochondries ne s'accrochent pas encore aux boules. C'est seulement après le décollement des vacuoles fusionnées que nous avons observé la précipitation des mitochondries vers les boules, déjà transformées elles-mêmes en enclaves de la cellule (pl. III,

fig. 4). En même temps, dans la zone de l'appareil Golgi, existent aussi de nombreuses mitochondries, tandis qu'à la périphérie des cellules il en reste très peu. Cependant au cours de ces phénomènes, nous n'avons pas pu constater de changement de formes, pas même dans la zone de l'appareil de Golgi.

En ce qui concerne l'affinité pour certains réactifs, le changement de colorabilité ne se présente pas dans les coupes colorées par les méthodes mitochondriales. Au contraire dans les préparations imprégnées à l'osmium, la teinte de ces éléments manifeste une différence : ceux qui entrent dans la zone de l'appareil de Golgi et se trouvent tout près de l'amas vacuolaire, ont une teinte plus foncée. Tous ces phénomènes ne durent d'ailleurs pas longtemps ; car, trois ou quatre jours après un repas artificiel, les éléments mitochondriaux regagnent à nouveau la périphérie de la cellule, tout comme nous l'avons vu dans une cellule au repos.

Tout ce qui précède nous permet de penser que le rôle joué par les chondriocontes au moment de la digestion intracellulaire est très effacé. Ils n'élaborent eux-mêmes des grains de sécrétion ni dans les cellules cavitaires ni dans les cellules des filaments gastraux. Malgré leurs déplacements et leur accollement postérieur à celui des matières digérées, il ne semble pas qu'ils aient un rôle aussi important que celui des vacuoles. A cause de leur résistance remarquable aux agents vitaux et fixateurs, ils ne présentent aucun changement au cours du fonctionnement ni sous l'action des agents fixateurs mitochondriaux. Il ne semble pas qu'ils aient un contenu variable suivant l'état physiologique de la cellule, comme c'est le cas pour les vacuoles.

5. — Transformation des matières digérées

Nous savons que les matières ingérées dans la cavité gastrale sont absorbées surtout par la paroi cavitaire ; ce fait est facile à observer chez un Scyphistome nourri par des aliments colorés. Les filaments gastraux ont plutôt un rôle sécréteur. Dans le fond de la cavité gastrale, tapissée essentiellement par des cellules glandulaires, on ne trouve que très rarement des aliments colorés absorbés. Mais un fait est indiscutable, c'est que chez un Scyphistome bien régulièrement nourri, il y aura une augmentation en hauteur de la souche, c'est surtout le résultat de la croissance des cellules glandulaires. L'alimentation régulière augmente non seulement les cellules en substances de réserve, mais elle donne aussi par translution des substances nutritives à toutes les parties du corps, même aux sommets des tentacules (pl. III, fig. 9 et 10).

En examinant des coupes faites comme nous l'avons dit dans un polype nourri d'aliments préalablement colorés au rouge neutre et ayant conservé leur teinte après fixation, nous pouvons suivre de près ce que deviennent les substances nutritives des cellules endodermiques, et les voir transportées aux cellules ectodermiques par l'intermédiaire de la mésoglée.

Les phénomènes qui se passent dans la mésoglée sont particulièrement intéressants. On voit d'abord, dans les cellules endodermiques de la paroi

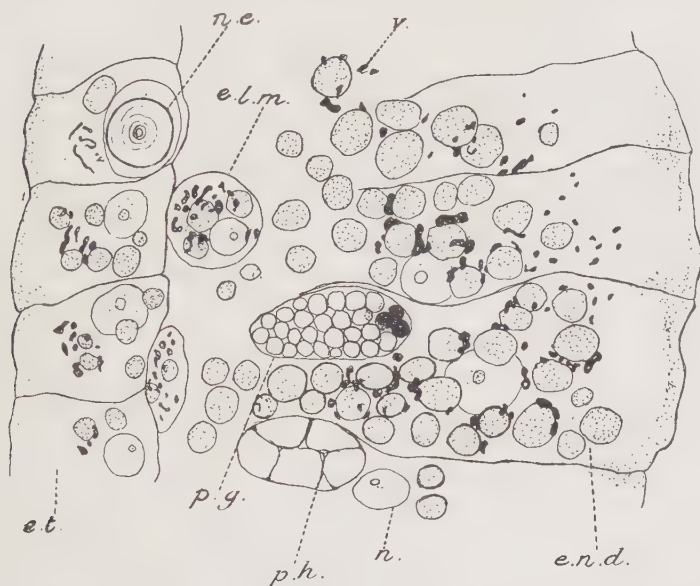


FIG. 27. — Coupe d'un fragment de la paroi de la cavité gastrale d'un scyphistome après un repas à aliments colorés par du rouge neutre ; *e*, ectoderme ; *d*, endoderme ; *m*, mésoglée ; *v*, vacuoles ; *s*, substances digérées en forme de boule ; *l*, cellules mésogléennes ; *p*, poche glandulaire granuleuse ; *h*, poche glandulaire jeune homogène ; *n*, noyau.

de la cavité gastrale, autrement dit dans les cellules digestives, les enclaves descendent successivement dans la partie voisine de la mésoglée (fig. 27, *eng*). Puis la membrane cellulaire de cette région disparaît. Les cellules acquièrent ainsi une communication directe avec la mésoglée. Les enclaves passent dans cette dernière et se laissent englober par les cellules mésogléennes (fig. 27 *cl*, *m*). Celles-ci les transportent à leur tour vers l'ectoderme et vont s'appliquer contre les cellules de ce dernier. Mais les enclaves peuvent aussi être absorbées directement par les cellules ectodermiques, puisqu'elles sont nombreuses dans la mésoglée (fig. 27, *ect.*). On peut observer, quatre heures après le repas, dans les cellules ectodermiques l'existence de boules, dont la forme et la colorabilité sont identiques à celles des boules

des cellules endodermiques. Avec les préparations colorées au rouge neutre, on peut observer aussi les relations entre ces boules et les vacuoles dans les cellules ectodermiques.

On peut affirmer ainsi que parmi les enclaves des cellules endodermiques, les unes restent emmagasinées dans la cellule qui les a élaborées, tandis que d'autres sont transportées dans les diverses parties du corps par l'intermédiaire de la mésoglée.

En outre, j'ai observé aussi des enclaves qui augmentent de nombre, en donnant des poches granuleuses. Ces dernières peuvent présenter deux aspects : l'un avec un contenu granuleux, dont la colorabilité est fort éosinophile ; l'autre, avec un contenu dont les granules beaucoup plus grands, ont surtout une forme peu régulière et se colorent uniquement par le vert lumière (fig. 27, *p. g*, et *p, h*).

Le glycogène, provenant du foie de veau, laisse voir aussi une transformation évidente. Il se présente d'abord sous forme de gouttelettes et apparaît seulement après quelques heures de digestion. Mais il subit une transformation sur place et ses caractères microchimiques sont de moins en moins nets. Lorsque les gouttelettes sont transportées dans l'ectoderme elles ont perdu presque complètement le caractère de glycogène. C'est pour cela qu'on ne trouve jamais, dans les cellules du Scyphistome, du glycogène pur mis en réserve.

La graisse se comporte tout autrement. Au début de la digestion on ne distingue pas de graisse pure. Mais au fur et à mesure que la digestion s'avance, il apparaît dans le protoplasme de petites gouttelettes, qui présentent les réactions des graisses. Leur répartition dans les cellules est irrégulière, toutefois on peut dire qu'elles restent souvent dans la région périphérique de la cellule. Elles ne passent presque pas dans la mésoglée ni dans l'ectoderme au cours de la translution des matières digérées. Dans les cellules cavitaires d'un Scyphistome nourri plusieurs jours existent souvent des groupements de gouttelettes de graisse. Mais dans un tel groupement les gouttelettes présentent souvent des réactions inégales. Aussi bien celles colorées à l'état vivant que celles imprégnées par l'osmium après fixation au Formol, ont parmi elles une ou deux sphérules qui possèdent les caractères nets de graisse neutre, mais les autres sont sous forme de petits grains lipoïdiques moins fluides et de nature plus complexe. Ces groupements ne possèdent qu'un petit nombre de gouttelettes ou grains ; ils ne sont jamais assez nombreux pour en arriver à remplir la cellule.

Nous savons qu'après la digestion il y a toujours dans la souche augmentation du nombre des cellules granuleuses. Cette augmentation n'est due ni au glycogène ni à la graisse ; mais essentiellement à des substances protéiques, figurées elles aussi sous forme de granules. Ces granules, qui

constituent la majeure partie de la matière digérée et dont nous avons vu plus haut la répartition, resteront pour une part en réserve dans les mêmes cellules ou seront pour une autre part utilisées par l'animal après transport dans diverses régions de son corps. Mais on remarque souvent que les aliments colorés qui atteignent les tentacules, se présentent sous forme de petits corpuscules englobés dans une vacuole (pl III, fig. 9, 10). La présence de ces corpuscules dans chaque cellule tentaculaire est très régulière ; même plusieurs jours après la digestion leur existence est encore reconnaissable. En les examinant de très près, on constate qu'ils ont une forme souvent irrégulière et la plupart présentent un contour cristalloïde avec une réfringence remarquable. Cela laisse croire que les vacuoles des cellules tentaculaires ont une fonction physiologique différente et de plus que la colorabilité des corpuscules englobés par les vacuoles est nettement différente de celle des aliments colorés dans d'autres parties du corps. Ces derniers ont une teinte rosée ou rouge brique tandis que les premiers sont exclusivement violets.

En suivant plus loin les transformations de ces aliments violets on voit qu'ils deviennent finalement de petits grains réfringents, perdent graduellement leur teinte violette et présentent une affinité nette vis-à-vis des colorants acides. Ce sont des grains souvent isolés ; ils sont élaborés aussi dans d'autres parties du corps par des vacuoles, mais par un mécanisme beaucoup plus rapide.

Nous avons ici la fin d'une transformation des aliments, qui seront, en grande partie, utilisés par distribuée dans les différentes parties du corps. Le reste des aliments sera conservé dans les cellules endodermiques, ou bien encore servira à transformer ces dernières en cellules glandulaires, qui se répartiront ensuite surtout dans l'endoderme.

6. — Résumé et conclusion

Les faits que nous venons de décrire concernant la digestion, peuvent être résumés de la façon suivante :

1° Il y a chez le Scyphistome une digestion extracellulaire. Les aliments peuvent être dissociés et digérés en partie dans la cavité gastrale. Par une contraction du corps, les filaments gastreaux expulsent un suc contenant diverses diastases, mais pas d'amylase. Ces enzymes attaquent surtout les substances protéiques et les transforment en une bouillie épaisse. Tandis que les substances nucléiques, le glycogène, la graisse, etc., seront absorbés tels quels directement par les cellules digestives. Toutefois, sui-

vant la nature de l'aliment, l'animal peut sécréter un liquide gastral à pouvoir digestif plus actif et capable d'attaquer les substances les plus réfractaires, par exemple la chitine.

2° L'absorption des matières semi-digérées par le liquide gastral est accomplie principalement par les cellules du revêtement cavitaire, où ces aliments apparaissent en enclaves sous forme de boules. Ces cellules peuvent aussi absorber des substances plus ou moins solides.

3° Les matières absorbées subissent dans les cellules mêmes une digestion intracellulaire, œuvre exclusive des vacuoles digestives. Celles-ci, à l'état de repos, se présentent sous forme de petites vacuoles, qui ont tous les caractères de dictyosome. Elles sont presque toutes chromophobes. Puis elles entrent en contact avec les boules et mettent leur contenu en communication avec elles. Les vacuoles à ce moment sont encore de petite dimension ; elles se fusionnent entre elles. Finalement il n'en reste plus qu'une ou deux ; tout d'abord en contact avec la boule, elles la quittent ensuite et gagnent le voisinage du noyau, où elles restent pendant assez longtemps à l'état chromophile. Elles présentent à ce moment une polarité très nette ; puis elles deviennent chromophobes après s'être fractionnées en plusieurs petites vacuoles. L'évolution d'une vacuole digestive comporte ainsi un cycle complet.

4° Toutes ces vacuoles ont une forme ronde à l'état vivant. Suivant l'état physiologique, elles peuvent, sous l'influence des agents vitaux ou histologiques, se déformer, en croissants, en bâtonnets onduleux, en canalicules serpentiformes ou en amas anastomosé. A l'appareil de Golgi révélé par l'imprégnation classique correspondent ici des vacuoles chromophiles déformées par les réactifs fixateurs ou déshydratants. Les petites vacuoles identiques aux dictyosomes et ergastoblastes, ont une forme plus régulière et résistent mieux aux réactifs.

5° Au cours de la digestion intracellulaire le chondriome ne manifeste pas de changement de forme, de nombre et de position. Il se présente sous forme de mitochondries. Si ces éléments cellulaires présentent aussi un déplacement, c'est seulement après que la digestion intracellulaire est terminée. On observe aussi à ce moment une concentration de ces éléments vers les enclaves. Ils pénètrent aussi dans la zone de l'appareil de Golgi, mais sans changer de forme. Toutefois ceux qui entrent dans la zone de l'appareil de Golgi ont une teinte plus foncée après l'imprégnation à l'osmium. Comme les vacuoles d'ailleurs ils retournent à la périphérie de la cellule lorsque celle-ci revient à l'état de repos.

6° Les matières digérées, sous forme d'enclaves, passent d'abord dans la mésogle après la disparition de la membrane basilaire de la cellule. Puis elles sont absorbées par les cellules mésogléennes, qui les apportent

aux cellules ectodermiques. Mais elles peuvent aussi être absorbées directement par ces dernières. En outre ces enclaves peuvent augmenter de nombre sur place dans les cellules où elles se sont formées ; ainsi naissent, dans l'endoderme seulement, des cellules granuleuses de réserve.

7° Le glycogène se présente, au cours de la digestion intracellulaire, sous forme de gouttelettes, qui perdent progressivement leurs caractères microchimiques. La graisse peut conserver longtemps son caractère et garde toujours la forme de sphérules isolées ou groupées. Mais ces sphérules ont pour la plupart la tendance à se transformer en substances lipoïdiques. Les substances protéiques, qui constituent la majeure partie des aliments et qui se présentent sous forme d'enclaves, se subdivisent en deux parties : l'une sera distribuée et utilisée après transport, dans les différentes régions du corps ; l'autre sera conservée dans les cellules cavitaires comme matière de réserve.

L'ensemble des phases de la digestion nous fait ainsi assister à un cycle complet tant pour les éléments cellulaires, que pour les aliments digérés. Nous voyons que les cellules endodermiques sont spécialisées pour une fonction déterminée. Ainsi les filaments gastraux possèdent la fonction de sécrétion ; les cellules cavitaires ont pour fonction la digestion et l'absorption ; les cellules du fond de la cavité sont destinées à la conservation des réserves ; tandis que les cellules mésogléennes et les substances fluides de la mésoglee servent à transporter les matières digérées. De même que chacune de ces parties a une fonction spéciale, de même elle présente des caractères cytologiques différents. Les constituants cytoplasmiques ont, à cet égard, des activités différentes : dans les filaments gastraux les vacuoles ont pour rôle principal l'élaboration des grains de sécrétion et se présentent d'une façon relativement simple ; celles des cellules cavitaires ont, au contraire, un rôle de digestion et ont une évolution fort compliquée ; enfin les vacuoles des cellules ectodermiques ne conservent leur adhérence que temporairement aux matières transportées ; elles peuvent aussi les transformer encore une fois, mais ces vacuoles ne présentent presque pas de changement de forme ni de nombre.

Parmi les phénomènes étudiés les plus intéressants sont incontestablement ceux de la digestion intracellulaire. Nous avons ici une fonction cellulaire plus compliquée, mais plus complète que la généralité des phénomènes vacuolaires déjà connus. Elle nous permet, non seulement de comprendre le phénomène lui-même, mais aussi nous conduit à préciser quelques caractères morphologiques et physiologiques de certains éléments cellulaires. De plus elle établit la relation étroite entre les vacuoles à divers états physiologiques et entre les vacuoles et les autres éléments cellulaires, question qui, jusqu'à présent, a été très discutée. Elle nous permet de

dire d'une façon précise que, dans toutes les cellules du Scyphistome, il n'existe qu'une seule sorte de vacuoles digestives. Mais elles présentent au cours de la digestion des aspects complexes d'une part par le rôle physiologique assez compliqué en lui-même et d'autre part par l'emploi de techniques histologiques diverses. On pourra dire que les vacuoles que nous avons décrites ici sont des espaces intracellulaires, remplis par des substances sécrétées par le protoplasma ; ces substances sont fort compliquées quant à leur nature, leur densité et leur rôle vis-à-vis des fonctions cellulaires. Ces vacuoles n'ont pas pour cette raison de forme fixe et sont très faciles à déformer par un agent quelconque, surtout par les réactifs de la technique histologique. Toutefois les diverses formes de ces éléments que nous avons pu observer représentent chacune une phase physiologique distincte. Les déplacements vers le noyau et vers la périphérie de la cellule expliquent bien la relation entre leur densité et celle du protoplasma ; il est également probable que ce déplacement accompagne une action physiologique. Les vacuoles ayant échangé une certaine quantité de leur contenu avec les enclaves à digérer présentant des dimensions plus grandes se dirigent vers le noyau et s'y fractionnent en petites vacuoles. Tout cela semble nous montrer qu'elles ont déversé une grande partie de leur contenu dans la zone de l'appareil de Golgi. Il y a là, probablement, une réaction physiologique entre les vacuoles et le noyau, afin que ce dernier puisse accomplir une multiplication prochaine. Pour cette raison on peut dire que les vacuoles digestives jouent non seulement le rôle principal dans la digestion intracellulaire, mais qu'elles sont le siège des fonctions physiologiques de la cellule.

Les mitochondries, qui ont souvent une forme définie et un contour indéformable, possèdent probablement un contenu invariable au cours des phases physiologiques actives de la cellule. Leur déplacement et leur précipitation sur les enclaves à digérer sont dus à des actions mécaniques du protoplasma. Si dans ces phénomènes existe une action physiologique elle ne semble pas être réciproque ; c'est-à-dire que les chondriomes ne participent pas à la digestion, mais par contre ils paraissent utiliser les produits de cette digestion. En comparant ces éléments avec les vacuoles, on voit qu'ils présentent une autonomie assez nette dans les cellules ; ils ont leur morphologie et leur physiologie propres. Ils sont certes des produits de la cellule comme tout le reste, mais ils ne sont pas, à proprement parler, des agents physiologiques de la digestion intracellulaire.

V. — STOLONISATION ET BOURGEONNEMENT

1. — Historique

En 1898 GIARD a employé le terme « Stolonisation » pour désigner la faculté que possèdent certaines espèces de Cœlentérés de prolonger leurs stolons en longs filaments en dehors du substratum, sous l'influence de l'eau courante. En 1901, BILLARD a employé ce même mot, mais c'était cette fois pour donner un nom à la faculté que possèdent certaines espèces d'Hydroïdes de transformer leurs hydroclades ou certains rameaux en stolons, sur lesquels pourront se développer de nouvelles colonies.

Ce phénomène a été observé par divers auteurs dans les différents groupes de Cœlentérés. C'est sous le nom d'hétéromorphose que ce phénomène a été étudié par LOEB (1891) et par DRIESCH (1892) chez un *Gonothyrea*, un *Obelia* et un *Plumularia* ; et encore par LENDENFELD (1883) chez un *Campanularia* et un *Gonothyraea*. HUTTING (1900) l'a décrit sous le nom de « Stoloniferons reproduction chez un *Plumularia* et une forme voisine de l'*Aglaophemia pluma*. Il a attribué à ce phénomène un rôle actif dans la propagation de ces espèces.

BILLARD (1901) a décrit la Stolonisation chez la *Bougainvillea ramosa*, l'*Obelia rhunicola*, etc. Il a envisagé la stolonisation comme un mode de multiplication déterminé par les conditions d'habitat ; en effet, les espèces à stolons se rencontrent généralement près du littoral.

HADZI (1910) a étudié le phénomène histologique du développement du bourgeon de l'Hydre. Il a constaté que la croissance d'un bourgeon n'était pas comme on l'admettait simplement produite par une évagination locale de l'ectoderme et de l'endoderme. Mais il a trouvé au point où va se former un bourgeon, un grand nombre de cellules interstitielles, qui sont logées les unes dans la zone ectodermique et y deviennent la partie constituante de l'organe ; les autres traversent la lame de soutien et se transforment en cellules musculo-nutritives. Ce sont ces dernières qui forment le matériel du nouveau bourgeon. Par conséquent, pour HADZI ces cellules peuvent être considérées comme étant d'origine mésogléenne.

Le même travail a été repris plus récemment par VON GELERI (1925). Sans trancher la question posée par HADZI, il a décrit en détail, à côté des autres phénomènes, la part que prennent à la constitution d'un bourgeon les deux feuillettes de l'animal.

Mais la stolonisation et bourgeonnement du Scyphistome *Chrysaora hysocella* ont été surtout étudiés par E. HÉROUARD et Ch. PÉREZ. HÉROUARD (1921) a décrit la formation du stolon et a montré que le point de départ de ce dernier est sur la base de la souche. Il a observé également la croissance d'un bourgeon et sa libération. Enfin il a constaté l'existence d'un étranglement qui pince le Scyphistome au-dessous du point de départ du stolon et qui finit par séparer la presque totalité de la souche cylindrique du reste du Scyphistome ; alors que le bourgeon reste encore attaché à la mère par son stolon formateur. La souche ainsi détachée peut plus tard devenir un nouveau Scyphistome.

Ch. PÉREZ (1922) a observé les Scyphistomes de même espèce sur la tunique des Ascidies ; il a décrit les différentes formes de stolon prolifère et les diverses phases du développement du bourgeon. Il a noté que la poussée des tentacules était différente de celle d'une Planula. Elle présente une constante dissymétrie : le côté proximal dirigé vers la parent était toujours, dans le stade plus jeune, en retard par rapport au côté distal. L'ordre d'apparition des tentacules pendant la poussée est de 1, 3 puis 5 tentacules. Le bourgeon ne présente pas encore la symétrie axiale, mais une symétrie bilatérale. Ce n'est qu'au stade du huitième tentacule que l'animal acquiert définitivement la symétrie axiale. En outre Ch. PÉREZ a signalé quelques anomalies des jeunes Scyphistomes, issus d'un bourgeonnement, notamment la ramification du tentacule et le type à symétrie hexamère.

2. — Divers modes de stolonisation et de bourgeonnement

La stolonisation et le bourgeonnement du Scyphistome de *Chrysaora hysocella* peuvent être observés facilement sur les Scyphistomes, qui vivent fixés sur la tunique des Ascidies, sur les coquilles de certains Mollusques marins et surtout sur les lames de verre dans mon élevage. De juin à octobre ces Scyphistomes se multiplient activement et donnent par ce seul processus des individus présentant une extrême diversité de taille.

Ce mode de reproduction est en réalité fort compliqué. Au lieu de se réaliser directement sur le corps comme pour une Hydre, le Scyphistome donne naissance à un ou plusieurs stolons prolifères sur lesquels poussent les bourgeons. Ces stolons prolifères présentent encore une grande diversité de longueur, de forme et de nombre. Le stolon peut atteindre une grande longueur ou au contraire être réduit à rien et dans ce cas le bourgeon pousse directement sur le corps du Scyphistome. Toutefois on peut dire que ces variétés sont liées à la période de l'année où se produit le phéno-

mène : aux mois de juin et juillet on observe souvent des stolons longs et grêles ; mais à mesure que la saison s'avance le stolon se réduit de plus en plus et devient nul au mois d'octobre. Si le bourgeonnement continue encore pendant l'hiver il se produira sans aucune formation de stolon. La continuation du bourgeonnement est d'ailleurs un fait anormal, qui est provoqué surtout par l'élevage artificiel ainsi que j'ai eu l'occasion de

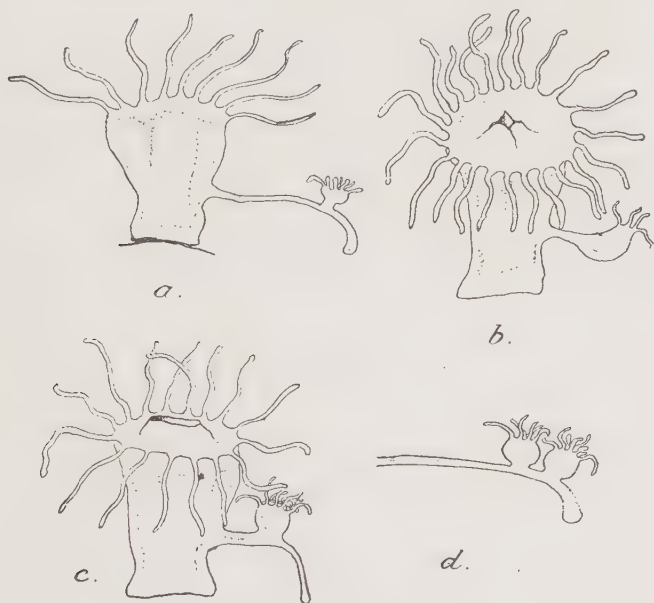


FIG. 28. — Types principaux du bourgeonnement : *a*, bourgeonnement à stolon uniforme ; *b*, bourgeonnement sans stolon ; *c*, bourgeonnement à stolon hétéroforme ; *d*, un monstre double qui donnera un monstre double monosomien adelphe.

l'observer (1928). Il doit normalement faire place pendant cette période à un autre mode de multiplication asexuée : la strobilation.

Un stolon prolifère donne généralement un bourgeon sur un point plus ou moins éloigné du Scyphistome mère (fig. 28, *a*). Ce jeune Scyphistome une fois formé, pourvu de tous ses organes et capable de vivre par ses propres moyens, ne tarde pas à devenir indépendant par rupture du pont stolonial. Le stolon resté avec lui se raccourcit et forme la souche pédieuse de ce jeune Scyphistome ; ou bien il persiste constituant le stolon pédieux de ce dernier. Dans ce cas le jeune Scyphistome se fixe directement par sa partie basale.

Sur un même stolon peuvent se produire à la fois deux bourgeons voisins

(fig. 28, *d*). Ils donneront ainsi, après s'être libérés, un monstre double. Mais ce sera un monstre double monosomien adelphe (E. HÉROUARD, 1920), c'est-à-dire que deux disques tentaculaires et deux éphyrum resteront sur une seule souche.

Un stolon peut présenter deux parties différentes, dont la plus proche du Scyphistome mère est toujours la plus grosse ; c'est à la limite de ces deux parties que poussera le bourgeon. La fixation du sommet stolonial dans ce cas n'est pas nécessaire. La partie grêle de ce stolon sera généralement résorbée au moment où le jeune Scyphistome est formé. Ce dernier

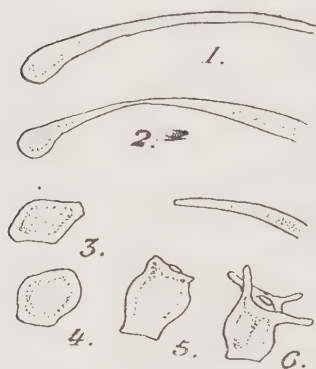


FIG. 29. — Un stolon coupé accidentellement donne naissance, par le fragment coupé, à un jeune Scyphistome normal.

se fixe directement au sol par la partie inférieure du corps. La partie plus grosse est à son tour amincie et se rompt peu après. Mais cette partie du stolon peut persister un temps plus ou moins long ou bien se raccourcir jusqu'à devenir nulle. Il se forme alors une autre sorte de monstre double constitué cette fois-ci par deux jumeaux très inégaux. E. HÉROUARD le considère comme un monstre double monosomien hétéradelphe (fig. 28, *b*).

Pendant l'hiver le bourgeon se produit directement à l'endroit où la colonne éphyrienne se rattache à la colonne pédieuse ; la bouche et les tentacules se forment directement à l'extrémité d'un mamelon, qui ne présente point le caractère d'un stolon (fig. 28, *c*). Le bourgeon ne devient indépendant que très tard, après s'être fixé au sol

par la paroi inférieure de son corps. Souvent aussi il reste adhérent au parent pour former un monstre double monosomien hétéradelphe.

Tout ce qui précède montre l'extrême diversité du phénomène de bourgeonnement. Mais il existe, en réalité, toute une série de formes intermédiaires suivant les différentes conditions qui interviennent. L'apparition et la persistance de tel ou tel mode de bourgeonnement sont des phénomènes si instables, qu'il est difficile de préciser quelle en est la cause déterminante.

Il y a encore un fait, qui mérite d'être signalé : quand un stolon est coupé, au hasard, en deux parties, ce qui était indépendant et fixé auparavant au sol, peut se transformer directement en un petit Scyphistome. Par exemple, le stolon d'un Scyphistome fixé sur une lame de verre et dont l'extrémité du stolon prolifère est déjà collée à la lame, peut se rompre accidentellement (voyage en chemin de fer) (fig. 29, 1) la moitié rattachée au corps du Scyphistome se raccourcit vite et finit par devenir nulle ;

la partie fixée à la lame s'arrondit et se dresse légèrement (fig. 29, 3 et 4). Au bout d'une journée ce fragment stolonial a pris l'aspect d'une Planula fixée. Un de ses sommets ne tarde pas à se percer d'un orifice buccal (fig. 29, 5) et à pousser ses premiers tentacules. Les tentacules sont aussi réguliers (fig. 29, 6) que ceux d'une Planula : mais ce n'est qu'après huit à dix jours qu'on obtient un jeune Scyphistome. La transformation est donc beaucoup plus lente que celle d'un bourgeon ordinaire, qui n'a besoin, d'une façon générale, que de un à trois jours pour atteindre la même différenciation. Il est également remarquable par l'apparition précoce d'une bouche. Cela s'explique par le fait que le bourgeon ne possède pas suffisamment de substances de réserve pour suffire à son organisation. En outre, ayant coupé intentionnellement un stolon prolifère non encore bourgeonnant, celui-ci tombé au fond de l'eau y est resté immobile, puis s'est arrondi très lentement. Ce n'est qu'après deux jours qu'il s'est fixé par une de ses extrémités et s'est percé peu après, à son sommet, d'un orifice autour duquel ont bientôt apparu les tentacules. Par l'ouverture précoce d'une bouche et la poussée régulière des tentacules, ces deux cas se rapprochent beaucoup de la transformation d'une Planula en Scyphistome. Seulement chez cette dernière les cellules possèdent encore une quantité de vitellus constituant des réserves suffisantes. C'est pour cela que le développement d'un fragment stolonial en Scyphistome ressemble plutôt à une pseudoplanula provenant d'un tentacule caduc, ainsi qu'on peut l'observer à la suite d'une alimentation surabondante (E. HÉROUARD, 1913). Toutefois on peut conclure que si un stolon prolifère qui aurait dû donner très prochainement un bourgeon est coupé par hasard, le fragment coupé est aussi capable de donner un Scyphistome. Si un stolon est coupé alors qu'il est encore loin du moment où il bourgeonnera, sa transformation en un Scyphistome est très lente. Tout dépend de la richesse de l'endoderme en substances de réserve.

Les phénomènes histophysiologiques du bourgeonnement sont encore mal connus. Le développement des divers organes d'un bourgeon est-il identique à celui qu'on observe chez une Planula ou chez un strobile ? Nous essayerons ci-dessous d'examiner de près ce phénomène.

3. — Stolonisation

1^o STOLON

Chez les Scyphistomes, c'est la souche, située sous le plan transversal passant par l'extrémité des cloisons gastrales, qui donne naissance à toutes les productions stoniales. Les stolons se forment généralement à

partir du mois de juin ; leur apparition est marquée par un épaissement de l'épithélium à l'endroit où ils prendront naissance. En peu de temps on voit se produire un petit mamelon, qui croît rapidement et se transforme finalement en un cylindre allongé rappelant la forme d'un tentacule.

Au sommet du stolon, les cellules épithéliales se divisent avec une grande activité et donnent plusieurs rangées de noyaux. Les cellules ainsi constituées se présentent sous forme de longs cylindres comprimés les uns contre



FIG. 30. — Fixation du stolon au substratum : I, stolon forme au sommet une coiffe constituée par les tonofibrilles ; II, stade plus avancé ; III, stolon s'incline et s'applique au substratum grâce à sa coiffe.

les autres (fig. 1, pl. IV). La membrane cellulaire est nette, le contenu protoplasmique très dense ; dans quelques-unes de ces cellules cylindriques apparaît une vacuole : c'est le début des nématocystes, qui seront répartis çà et là tout le long du stolon. Mais une autre région, d'une égale activité, donne aussi naissance aux cellules épithéliales du stolon : c'est la base même du stolon.

Les cellules endodermiques du stolon, formant son axe, proviennent également du sommet et de la base de ce dernier. Elles sont disposées en une seule assise. Leur nombre est sensiblement moins grand que celui des cellules ectodermiques. Elles sont comparables à celles des tentacules ; on y remarque une dégénérescence vacuolaire ; le protoplasma se réduit à une petite plage, qui renferme le noyau et qui est rejetée contre la paroi de la lumière centrale du stolon. C'est ce qui détermine l'aspect du stolon (pl. IV, fig. 2 et 3), qui vu par transparence présente un axe obscur. On constate aussi l'existence dans ces cellules, de quelques nématocystes à tous les stades et de quelques cellules glandulaires. La présence de ces dernières est

particulièrement importante ; c'est leur abondance qui favorisera plus tard un nouvel accroissement des cellules stoloniales, marquant le début du bourgeonnement. Nous reviendrons plus loin sur ce fait.

Lorsque le stolon atteint une certaine longueur son sommet s'incline et finit par prendre contact avec le substratum pour s'y fixer définitivement (fig. 30). Toutes les cellules épithéliales, au contact du substratum ne tardent pas à former des tonofibrilles, qui seront celles du futur Scyphistome.

2^o TONOFIBRILLES

Nous avons vu plus haut, dans le chapitre II, comment se constituait une tonofibrille à partir des cellules épithéliales de la Planula, au moment

où s'achève la fixation de son extrémité antérieure. La formation des tonofibrilles à l'extrémité d'un stolon répète exactement ce phénomène. Il est même plus démonstratif et plus facile à observer à cause de la lenteur de sa formation (fig. 30). On voit d'abord apparaître dans le cytoplasme des cellules épithéliales du sommet d'un stolon complètement développé de nombreux grains fins réfringents. Ce sont des grains qu'on observe souvent dans les cellules ectodermiques de la région pédieuse d'un Scyphistome adulte, mais ici ils sont remarquables par leur nombre considérable. Ils sont distribués surtout dans la partie distale de la cellule. Quand le stolon s'incline vers le sol, ces granulations ne tardent pas à se souder entre elles et forment ainsi une fibrille intracellulaire, qui traverse le cytoplasma de part en part. Si le sommet du stolon atteint le substratum, ces fibrilles intracellulaires s'appliquent de ce fait au substratum en traversant la membrane cellulaire et s'insèrent d'autre part fréquemment sur la membrane basale. Une cellule destinée à former une tonofibrille se transforme enfin totalement par le fait que son noyau, d'abord comprimé contre la membrane cellulaire devient ensuite invisible. Ce fait est particulièrement facile à observer sur des coupes d'extrémités du stolon, ayant un renflement visible.

4. — Bourgeonnement

1^o INDICES DU COMMENCEMENT DU BOURGEONNEMENT

Le bourgeonnement du Scyphistome se produit généralement sur le trajet de son stolon. Nous avons vu plus haut que ce stolon cesse de se développer après avoir pris contact avec le substratum. On peut constater, à un moment donné, dans l'intérieur de ce stolon une zone centrale et longitudinale sombre, qui devient de plus en plus apparente quand le Scyphistome est bien nourri. C'est l'indice du transport des substances de réserve arrivant dans le stolon. Pour cette raison on peut prévoir si un stolon donnera ou non très prochainement un bourgeon en agitant fortement l'eau ambiante pour voir l'allure de la contraction de ce stolon. Si ce stolon possède suffisamment de substances de réserve, sa contraction est lente ; on aperçoit, dans son axe une spirale très remarquable (fig. 31) ; c'est l'endoderme stolonial, rempli de cellules glandulaires, qui, ne pouvant pas suivre la contraction brusque de son ectoderme, s'incurve ainsi en spirale. Au contraire un stolon, dont la contraction ne laisse aucune trace de spirale, indique qu'il n'est pas encore en état de former son bourgeon. Ces processus précèdent le bourgeonnement proprement dit ; cette période peut durer un temps plus ou moins long suivant l'abondance des substances

nutritives, que le Scyphistome reçoit en ce moment-là. C'est pourquoi pendant la belle saison, la nourriture étant très abondante, le travail du bourgeonnement se fait dans le Scyphistome. Mais un élevage artificiel provoque également, dans bien des cas la continuation du bourgeonnement pendant la mauvaise saison.

J'ai récolté à Roscoff, en septembre 1927 des Scyphistomes de tous les âges. La plupart de ces Scyphistomes, de vieille souche, étaient de grande taille, mais tous étaient encore en train de bourgeonner. Je les ai nourris régulièrement, soit avec des œufs d'Oursin soit avec du foie de veau. A partir du 10 octobre, j'ai constaté que les stolons, destinés à



FIG. 31. — Aspects successifs de la contraction d'un stolon muni des substances réservées en vue du bourgeonnement.

former les bourgeons se sont de plus en plus résorbés surtout chez les individus de grande taille, et ont repris l'aspect caractéristique de l'état stationnaire. C'est le début de la période de repos. Au commencement de novembre, les individus de grande taille s'allongent. Il semble que la strobilation soit commencée, mais le corps dans toute sa longueur reste toujours cylindrique et lisse; jamais il ne s'étrangle comme cela se produit dans des conditions normales. Les tentacules, au lieu d'être modifiés dans leur disposition relative conservent toujours l'apparence d'un cercle uniforme. J'ai remarqué, sur-

tout, que ces Scyphistomes ne refusent jamais de manger comme ils le font à cette période dans la nature. Tout cela prouve que la strobilation chez ces Scyphistomes s'est arrêtée. En même temps les individus de taille moyenne continuent à bourgeonner, mais produisent des stolons moins longs; les jeunes bourgeons qui y poussent se portent exclusivement à l'extrémité qui, par conséquent, au lieu d'être verticale reste longtemps horizontale. C'est après l'apparition chez ce bourgeon du deuxième cycle de tentacules, que le jeune Scyphistome s'applique au sol par la paroi postérieure ou inférieure de son corps, et s'y fixe définitivement. J'ai observé d'autre part que quelques-uns de ces jeunes Scyphistomes s'attachent à l'éphyrum de la mère de telle sorte que le stolon fort raccourci, finit par disparaître. Ainsi se produisent de jeunes bourgeons, qui se soudent avec la mère, et forment un monstre double monosonien hétéradelphe, comme on en voit pendant la période de repos, précédant la strobilation ou la formation d'un stolon. Au lieu de former à son extrémité un seul bourgeon, il donne naissance à deux

bourgeons, dont le plus jeune est toujours le plus près de la mère. Finalement tous deux se séparent de la mère et deviennent complètement indépendants. J'ai donc obtenu aussi un monosonien adelphe. Ce dernier type s'est surtout produit en grand nombre dans la période estivale de mon élevage.

Ces mêmes Scyphistomes ont présenté le même phénomène pendant l'hiver de l'année suivante, toutefois avec un nombre réduit de bourgeons.

En examinant ce qui se passe dans le corps des Scyphistomes non strobilisés, j'ai observé, dans mes coupes, que ces derniers ont un nombre moins grand de cellules glandulaires.

Tout cela prouve que les substances accumulées en vue de la strobilisation sont relativement pauvres. Néanmoins, elles sont suffisantes pour que le bourgeonnement se poursuive sans arrêt pendant tout l'hiver. On peut considérer, semble-t-il, l'alimentation artificielle et la température favorable du laboratoire comme les causes principales de tous ces phénomènes.

2^o COMMENCEMENT DU BOURGEONNEMENT

Le commencement du bourgeonnement est marqué par l'apparition, au milieu du stolon, d'un renflement (fig. 32 et pl. IV, fig. 4) dont la teinte devient très opaque. Mais c'est surtout sur le côté de ce renflement opposé au sol que se manifeste l'activité du développement de l'ectoderme et de l'endoderme. On constate, dans les coupes faites pendant cette période, que toutes les cellules ecto- et endodermiques accomplissent un travail de multiplication remarquable. Au lieu d'être disposés en une ou deux rangées, les noyaux de ces cellules sont groupés en un amas serré, dans lequel on ne distingue plus les membranes cellulaires. C'est un véritable syncytium ectodermique ou endodermique. Les cellules glandulaires existent aussi en abondance dans cette région, mais elles sont disposées à la périphérie de ce renflement, c'est-à-dire sur la face externe de l'ectoderme et la face intérieure de l'endoderme. Au sein de ce syn-

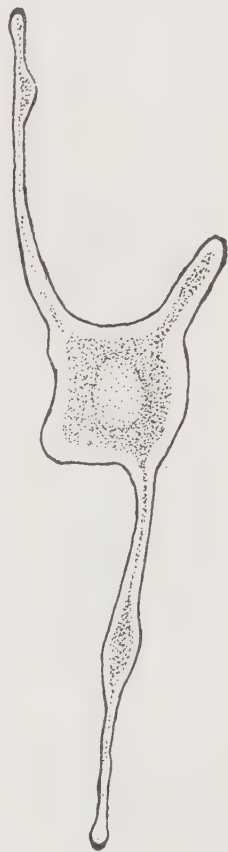


FIG. 32. — Scyphistome vu par sa face d'accollement montrant les cellules endodermiques qui passent dans les stolons dont les renflements marqueront le début du bourgeonnement.



FIG. 33. — Stolon bourgeonné : *c*, extrémité du stolon avec une épaisse couche tonofibrillaire ; *d*, partie dépourvue d'endoderme ; *m*, mamelon de bourgeon ; *e*, endoderme spiralé à la suite d'une contraction du stolon.

cytium on distingue çà et là des jeunes nématocystes, qui proviennent des vacuoles cnidogènes de cette région. La durée de cette période varie de deux à six heures, suivant les circonstances du milieu où se trouvaient les Scyphistomes. Une agitation de l'eau ambiante peut arrêter immédiatement ce commencement de bourgeonnement.

Dans les coupes faites à la fin de cette période de renflement on distingue très nettement, comme conséquence de l'activité du développement des cellules endodermiques, une évagination vers l'extérieur, repoussant l'ectoderme, lequel s'accroît à son tour (pl. IV, fig. 4). La gouttière ainsi formée est la cavité gastrale du futur Scyphistome. Mais pendant que le jeune bourgeon est en voie de formation, avant l'ouverture de la bouche et la fermeture de la base de la gouttière, les substances nutritives, qui permettent le développement, viennent exclusivement de la cavité gastrale du Scyphistome-mère par la lumière centrale de son stolon.

A partir de ce moment, le bourgeon s'accroît rapidement par prolifération active de ses régions distales et basilaires. En conséquence, ces parties antérieures du jeune bourgeon, particulièrement épaissies, deviennent des points de départ de son développement. On observe également à ce moment, que le renflement présente l'aspect d'un bourgeon opaque. Ce rapide développement absorbe toutes les substances que le bourgeon contient en réserve. A cette période d'activité succède une période de repos : le bourgeon reste de huit à vingt heures à l'état stationnaire. C'est la préparation de la formation des tentacules, des lèvres et du cordon cellulaire des ténioles.

3^o FORMATION DES TENTACULES

Pendant la période de repos dont je viens de parler, on constate facilement le travail de préparation. A l'extérieur du renflement on constate que l'opacité du centre du stolon s'est accentuée. C'est la conséquence de l'augmentation des cellules riches en substances de réserve, qui

sont de plus en plus nombreuses dans l'endoderme de ce renflement, et qui finissent par le remplir complètement. On ne voit plus finalement qu'une masse homogène de granulations au sein du renflement. Au cours du phénomène, un fait est particulièrement remarquable : c'est la migration des cellules glandulaires vers les régions antérieures du jeune bourgeon (pl. IV, fig. 10). C'est un fait qu'on observe également dans la strobilation.

En ce qui concerne l'endoderme, la préparation à la formation des tentacules est facile à observer. Les cellules de la partie antérieure de l'endoderme du bourgeon se multiplient considérablement. On y trouve plusieurs cellules en cnidogénèse, qui forment çà et là de jeunes nématocystes, particulièrement au sommet de cette région.

Contrairement à l'endoderme, l'ectoderme est très pauvre en cellules glandulaires homogènes. Il est pourvu d'une bande circulaire de cellules en cnidogénèse. Sur les deux côtés proximaux, dirigés vers le parent du jeune bourgeon, se trouvent des noyaux en voie de multiplication, disposés irrégulièrement en plusieurs rangées (pl. IV, fig. 9). Ils se multiplient rapidement par amitose et restent souvent à deux ou trois dans une même cellule. Celle-ci d'abord comprimée en une longue colonne, se divise ensuite en autant de cellules secondaires qu'elle contenait de noyaux. Grâce à cette rapide multiplication, qui est localisée dans les régions proximale et distale du bourgeon par rapport au parent, il résulte l'apparition de deux boutons, qui vont se développer en deux mamelons. Dans les coupes on constate que dans ces régions, l'ectoderme est particulièrement épais. L'épaississement de l'ectoderme est d'ailleurs souvent variable au point de vue topographique : il se manifeste dans la région distale si le bourgeon est près du parent et si le stolon d'union est court ; il apparaît dans la région distale, si la relation entre les deux individus est lâche. Dans le premier cas les deux tentacules sont du même côté ; dans le second ils sont opposés. Tout ce qui précède fixe le point de départ de la formation des deux premiers tentacules. Le rôle de l'endoderme dans cette opération est tout autre. Nous avons dit qu'il est formé de cellules qui contiennent surtout dans leur cytoplasma des granulations de réserve ; c'est ce qui manque dans l'ectoderme. Pour cette raison, l'endoderme se trouve au moment de la formation des tentacules, assez près de l'ectoderme pour qu'il puisse lui fournir, par l'intermédiaire de la mésoglée, une quantité de substances suffisante à sa multiplication rapide. On constate facilement dans les coupes faites au sommet d'un tentacule (pl. IV, fig. 11), que des cellules endodermiques laissent échapper les grains qu'elles contiennent et que ces grains flottent d'abord dans la mésoglée, pour gagner ensuite le bord extérieur de cette dernière et être enfin absorbés directement par les cellules ectodermiques, qui ne tardent pas à les transformer en une masse

diffuse qui se confond avec elles. Un phénomène identique peut s'observer souvent dans la strobilation. Mais plus les tentacules sont allongés plus le rôle de l'endoderme diminue. Il finit par se réduire, au milieu des tentacules, à quelques cellules simples dépourvues de granulations.

4^o FORMATION DE LA BOUCHE

La formation des tentacules est étroitement liée à un changement général de l'orientation du développement de l'ecto- et de l'endoderme de la partie antérieure du corps et particulièrement à la formation de la bouche.

Nous avons déjà vu que chez une *Planula* fixée, apparaît au moment de la formation des deux premiers tentacules, une région circulaire plus claire, légèrement déprimée, qui correspond à la partie amincie opposée au pôle de fixation. Ce phénomène s'observe aussi dans le bourgeonnement. On remarque chez le bourgeon, au commencement de la formation d'un ou des deux premiers tentacules, une dépression centrale, qui s'accroît (pl. IV, fig. 13). Plus les tentacules se développent, plus cette région s'éclaircit, s'allonge suivant le plan de symétrie bilatérale et finit par se percer d'un orifice, qui sera la bouche de ce jeune *Scyphistome*. La formation de la bouche est donc en relation étroite avec celle des deux premiers tentacules. On peut distinguer, dans ce mode de formation de l'orifice buccal en relation avec les tentacules, trois phases successives :

1^o L'orifice buccal d'un jeune bourgeon se forme généralement au moment où les deux premiers tentacules commencent à se développer. Avant la formation des premiers tentacules on voit souvent au sommet d'un bourgeon, apparaître une dépression comparable à un orifice de cratère ; cette dépression résulte de l'amincissement de l'ectoderme. Il n'y a pas encore, dans le cas le plus général, communication avec la cavité gastrale, encore dépourvue d'épithélium pharyngien. Cet orifice est incapable de fonctionner comme une bouche. Ce fait est confirmé aussi bien par l'observation des coupes que par une expérience que j'ai pu faire pour préciser le début du fonctionnement de la bouche d'un jeune bourgeon. J'ai donné, d'une part des aliments colorés par un colorant inoffensif à un *Scyphistome* ayant un bourgeon dépourvu de tentacules ; la substance colorée digérée par le parent a gagné le bourgeon par l'intermédiaire du stolon. On n'observe pas ce phénomène avec un bourgeon muni de plus de trois tentacules. Non seulement parce que le stolon de ce bourgeon est fort effilé, mais encore parce que sa bouche fonctionne déjà. Si le stolon d'union s'effile prématurément, la bouche du bourgeon fonctionne plus tôt, comme chez une *Planula*.

2° L'orifice buccal est définitivement formé quand les deux premiers tentacules atteignent leur longueur définitive, mais sa forme est encore ovale suivant le plan de symétrie bilatérale passant par les deux tentacules ;

3° La forme de l'orifice buccal commence à être circulaire quand les deuxièmes tentacules font leur apparition symétriquement par rapport au plan médian.

On constate enfin, chez un jeune bourgeon à quatre ou plus de tentacules, que la forme de la bouche est nettement circulaire lorsque ces quatre tentacules atteignent tous la même longueur. La forme de la bouche d'un jeune bourgeon est passée, à partir de ce moment, de la symétrie bilatérale à la symétrie radiale par rapport à deux plans rectangulaires passant par le centre de l'orifice buccal. Après cela la bouche est bien formée ; on y remarque facilement, sur le bord légèrement enroulé vers l'extérieur, la différenciation de l'épithélium pharyngien, qui est reconnaissable à sa striation concentrique. Une fois formée, la bouche d'un jeune Schyphistome n'est plus influencée par la formation des tentacules interradiaux, qui naîtront ensuite. Mais chez un bourgeon plus avancé, la bouche a une forme presque quadrangulaire en section transversale et ses angles sont opposés aux quatre premiers tentacules. C'est la conséquence d'une autre cause, qui est la formation de quatre tænioles interradianes.

On remarque ici que la formation des tentacules chez un bourgeon n'est pas toujours régulière, loin de là. Mais l'irrégularité de la poussée des tentacules que Ch. PÉRES a décrite (1922) donne toutefois au bourgeon une symétrie bilatérale assez nette. Au cours de l'apparition de trois, cinq ou six tentacules, la forme de la bouche reste toujours ovale, suivant le sens bilatéral des tentacules. Ce n'est qu'après la formation des quatre tænioles qu'elle devient quadrangulaire. On peut constater enfin que la forme définitive caractéristique de la bouche d'un bourgeon n'est due qu'à l'existence des quatre tænioles.

5° FORMATION DÉFINITIVE DE L'ORGANE DIGESTIF

Dans l'organisation intérieure, on trouve aussi des modifications importantes qui méritent une description détaillée.

Ectoderme. — Nous avons décrit plus haut le rôle important de l'ectoderme dans la formation des tentacules. Il en est tout autrement dans la formation de la bouche.

A peine la formation des deux premiers tentacules, a-t-elle commencé que l'ectoderme a une tendance à s'amincir dans la région du futur orifice buccal (pl. IV, fig. 13). Les cellules ectodermiques de cette partie cessent

de se multiplier et on n'y trouve ni jeunes nématocystes ni cellules glandulaires. Elles se dispersent en une seule couche dans laquelle toutes les cellules sont aplaties, au lieu d'être cylindriques comme les autres cellules ectodermiques. C'est cela qui forme l'ectoderme de la région buccale. On le reconnaît extérieurement à ce qu'il est beaucoup plus clair avant l'apparition de l'orifice. On remarque par conséquent, dans cette région, une dépression nette. L'ectoderme du bourgeon n'a qu'un rôle négligeable dans la formation de la bouche.

Endoderme. — Dans la période qui précède la formation des tentacules, on remarque que l'endoderme reste encore peu actif. A partir de ce moment, il présente une activité de multiplication remarquable au voisinage des tentacules, qui sont en voie de formation. C'est l'amorce du développement des lèvres. Les cellules endodermiques de cette région se multiplient rapidement et donnent naissance aux lèvres. Ces cellules sont presque toutes de forme cylindrique, grêles et comprimées les unes contre les autres. Le protoplasma est dépourvu de toute granulation et de vacuole. Le noyau présente une forme allongée et occupe la base de la cellule; il se colore vivement par l'hématoxine au fer et d'une manière opaque, sans nucléole distinct. On ne trouve à aucun moment des divisions cellulaires. Il est probable qu'ils ne se multiplient plus une fois formés. Il n'y a que très peu de cellules glandulaires dans ces lèvres, ce qui leur donne un aspect général très homogène.

L'endoderme, destiné à former le revêtement interne des lèvres ainsi constituées, se trouve justement dans la région de futur orifice buccal. Par son rapide développement il se soulève vers la région centrale et touche l'ectoderme de telle manière qu'il ne reste aucun espace entre eux. Poussé par l'endoderme, l'ectoderme finit par être refoulé et laisse ainsi se percer un orifice central. Tandis que l'endoderme continue à se soulever, il se perce lui aussi en regard de l'orifice ectodermique qui le mettait à nu et détermine ainsi l'ouverture d'un orifice buccal. En même temps le bord de l'endoderme se raccorde avec celui de l'ectoderme et ainsi les lèvres se trouvent achevées.

Tous ces faits, observés sur les coupes et complétés par l'observation directe, nous forcent d'admettre que la bouche d'un jeune bourgeon se forme en deux temps successifs : amincissement de l'ectoderme et soulèvement de l'endoderme qui provoque la rupture de cette première paroi, puis rupture de la seconde donnant ainsi au sommet du corps un orifice buccal. Il n'y a à aucun moment une invagination de l'ectoderme telle que celle signalée par GËTTE (1887), pour former la lèvre et le pharynx. La lèvre d'un bourgeon du *Scyphistome* est nettement formée par une couche mince de cellules ectodermiques cubiques, et par une couche épaisse

de cellules endodermiques cylindriques. Le pharynx est donc formé uniquement par l'endoderme.

La formation de cet organe chez le Scyphistome de *Chrysaora* est à peu près identique à ce qui se passe chez la Lucernaire (WIETRZYKOWSKI, 1912) et tout à fait semblable qu'il s'agisse d'un Scyphistome issu d'une Planula ou d'un bourgeon.

Cavité gastrale. — Un bourgeon, pourvu d'une bouche ainsi formée, au stade à quatre tentacules, commence à absorber sa première proie, Il semble qu'il n'ait plus besoin, à partir de ce moment, des substances nutritives que lui fournissait auparavant sa mère par l'intermédiaire du stolon mettant en communication leurs cavités gastrales. J'ai pu confirmer ce fait par l'expérience suivante : j'ai nourri un Scyphistome ayant sur son stolon un bourgeon à quatre tentacules, au moyen de substances colorées par le rouge neutre et j'ai constaté qu'aucune de ces nourritures colorées ne passait, après avoir été digérée, dans la cavité gastrique du bourgeon, pas plus que dans son stolon. C'est parce que ce jeune bourgeon est capable de se nourrir directement aux dépens des proies qu'il a absorbées par sa bouche. Un bourgeon pourvu d'une bouche ne tarde pas de posséder une cavité gastrale capable d'accomplir une digestion extra- et intracellulaire.

C'est à partir de ce moment que l'on peut distinguer dans l'endoderme de la cavité gastrique deux parties. Au-dessous de la zone de l'endoderme pharyngien, presque dans toute sa longueur la cavité gastrale est tapissée par une sorte d'endoderme vacuolaire, caractérisé par l'abondance des vacuoles et de granulations. Ces cellules sont d'abord capables de sécréter le suc gastral. Les noyaux de ces cellules sont situés, avant chaque digestion au fond de la cellule et remontent à la partie supérieure quand le protoplasma est bourré de grains et de gouttelettes, qui se sont formés au dépens des substances digérées. De place en place on trouve des cellules glandulaires et de rares nématocystes (pl. IV, fig. 14). En un mot le jeune bourgeon est pourvu d'une cavité gastrale véritable. C'est à partir du stade à huit tentacules qu'apparaissent de très petits nématocystes à tous les états de développement, principalement au sommet des tentacules. Au fur et à mesure que les tentacules s'allongent les nématocystes adultes s'étendent sur toute leur longueur. Tout au fond de la cavité gastrale et au-dessus du disque pédieux se trouve une autre sorte d'endoderme, qui est caractérisé par de rares cellules vacuolaires, mais de très abondantes cellules glandulaires. Celles-ci, qui avaient joué un rôle très important quand le jeune bourgeon ne possédait pas de bouche pour absorber directement les proies, est maintenant essentiellement formé de cellules de réserve. Elles ne sont utilisées qu'au moment où la strobilation commence ou bien quand le Scyphistome se trouve dans un milieu très pauvre en nourriture.

60 APPARITION ET DÉVELOPPEMENT DES TÆNIOLES.

Le jeune Scyphistome provenant du bourgeonnement et possédant déjà plus de trois ou quatre tentacules va commencer à acquérir un autre organe. Ce sont les quatre tænioles, grâce auxquelles le jeune Scyphistome acquiert une forme définitive pour sa bouche et sa cavité gastrale. Toutes deux, en effet, deviennent quadrangulaire ce qui est le trait le plus caractéristique d'un Scyphistome.

Nous avons vu plus haut comment se formaient les tænioles et quelle est leur structure essentielle. Nous savons que cet organe est formé par des invaginations ectodermiques qu'entoure la mésoglée et qu'il se présente sous la forme de quatre véritables cordons musculaires. En raison de leur rôle physiologique toutes les cellules d'une tæniole sont transformées en cellules musculaires : fusiformes ou plus effilées avec un protoplasma condensé et un noyau ovale resté au milieu de la cellule. Les cellules demeurées à la périphérie du cordon présentent des caractères plus nets. Plus le corps de Scyphistome s'allonge, plus les quatre tænioles se développent et plus leurs cellules s'effilent ; on trouve même parmi celles-ci quelques fibres sans noyau. On constate, à ce moment que les quatre entonnoirs péristomiaux dont les extrémités postérieures s'attachent aux tænioles, sont souvent assez profonds. Chez un bourgeon à trois ou quatre tentacules au contraire ils sont difficiles à reconnaître. Mais dans les coupes faites au début de la formation des quatre tænioles on remarque que ce sont tout d'abord de simples invaginations peu profondes (fig. 34, *a*) ; puis apparaît au fond de ces invaginations ectodermiques un groupe de cellules ectodermiques, qui n'ont pas encore acquis les caractères spécifiques des cellules tæniolaires ; enfin toutes ces cellules, plus ou moins libérément s'enfoncent de plus en plus dans la mésoglée (fig. 34, *b*). A mesure que le Scyphistome grandit, ces quatre invaginations prennent de plus en plus la forme d'un entonnoir, dont le fond s'enfonce dans la mésoglée, qui présente une faible épaisseur entre l'ectoderme et l'endoderme (fig. 34, *b*). Mais ce dernier refoulé par l'enfoncement du fond de l'entonnoir forme à son tour un cul-de-sac que remplit la mésoglée et la partie invaginée de l'entonnoir péristomial. Chez les Scyphistomes dont la partie éphyrium est peu développée et dont la cavité gastrale est fortement rétrécie, la formation des culs-de-sac endodermiques est peu marquée puisque l'enfoncement de l'entonnoir poussé seulement dans la mésoglée atteint l'ectoderme de la partie inférieure du corps sans toucher, en traversant la mésoglée, l'endoderme. Mais chez les Scyphistomes ayant un corps assez allongé et où la poussée des tentacules est un peu tardive on constate souvent des culs-de-

sac endodermiques, qui s'étendent progressivement vers le bas. Mais bien entendu tous ces culs-de-sac ne touchent jamais la sole pédieuse (fig. 34 c, et pl. IV, fig. 16), leur forme est de moins en moins nette lorsque les tænioles s'enfoncent vers le bas. Il y a donc dans ce processus deux faits à signaler : la formation des cordons tæniolaires et la formation des replis longitudinaux de la couche endodermique de la cavité gastrale. La présence de ces derniers subdivise la cavité gastro-vasculaire du jeune Scyphistome en quatre compartiments égaux, qui restent en libre communication avec la cavité centrale. La formation des replis endodermiques dépend exclusivement du développement de la cavité gastrale; mais au début de la formation des cordons tæniolaires, celle des culs-de-sac endodermiques peut temporairement manquer. On peut bien observer que chez un jeune Scyphistome ramassé, l'enfoncement des tænioles n'atteint jamais l'endoderme et que la formation des quatre replis n'est due qu'à un fait indépendant. Ce n'est qu'après la dilatation de la cavité gastrale que ce dernier pousse sa paroi endodermique entre les deux tænioles constituant les compartiments gastriques en même temps qu'il forme les replis endodermiques. Dans ce cas le cul-de-sac endodermique n'existe jamais.

Les quatre tænioles une fois formées on a chez un jeune Scyphistome quatre entonnoirs interradiaux que GËTTE a appelés entonnoirs septaux dans leur partie péristomiale, prolongés par quatre cordons musculaires, entourés d'un côté par les replis endodermiques. A première vue, il semble que ces faits confirment dans leurs traits généraux la considération de GËTTE, qui a signalé que les entonnoirs septaux se prolongent, chez les Scyphistomes de *Chrysaora* comme chez ceux d'*Aurelia*, toujours jusqu'à la base du pédoncule. Mais on remarque ici que ce n'est pas l'entonnoir lui-même qui s'enfonce aussi profondément chez un jeune Scyphistome, provenu du bourgeonnement ou d'une Planula comme celui d'*Aurelia* c'est précisément le sommet de l'enton-



FIG. 34. — Schémas destinés à montrer l'évolution des tænioles chez un jeune Scyphistome provenant d'un bourgeonnement.

noir, qui se prolonge vers le bas et qui se transforme lui-même en un cordon musculaire ainsi que l'a bien constaté CLAUS. Il est évident qu'on ne peut pas dire seulement que c'est le cordon cellulaire, qui remplace l'entonnoir parce que les cellules qui forment ce cordon proviennent exclusivement du sommet de l'entonnoir. On remarque ici encore que le cordon musculaire ne rejoint pas la base du pédoncule, mais seulement la paroi postérieure ectodermique, qui se trouve au niveau de la base de la cavité gastro-vasculaire ; c'est-à-dire la limite inférieure de l'éphyrum, et non celle de la souche du Scyphistome. Jusque dans cette région, le cordon cellulaire d'une tæniole n'est pas entièrement entouré par une gaine endodermique, mais par la mésoglée, qui à son tour est entourée par le repli de la paroi de la cavité gastrale. Mais dans une coupe longitudinale d'un Scyphistome âgé et pourvu d'un corps allongé on constate toujours que ses tænioles sont étendues jusqu'à la base du disque pédieux. Il s'agit là d'une autre période de son développement, et non du développement de la tæniole proprement dite ; ce développement secondaire est étroitement lié à l'allongement du corps du Scyphistome. Nous savons qu'un Scyphistome jeune, provenu du bourgeonnement, se présente en forme aplatie, qui n'est pas loin de celle d'une Éphyra. Mais plus il est âgé, plus son corps s'allonge et reprend une forme de cloche. Au-dessous du disque tentaculaire il possède encore la colonne plus ou moins allongée de la cavité gastrale, ce qui lui donne un aspect tout différent de celui d'un jeune Scyphistome ou d'un Scyphistome âgé. On sait que cet allongement du corps n'est que le résultat de la multiplication cellulaire de la paroi gastrale, qui chez un jeune Scyphistome n'a que la hauteur de la gouttière gastrale du disque tentaculaire. Mais chez un Scyphistome âgé, il peut atteindre cinq ou six fois la longueur précédente. Cela résulte aussi de l'allongement de la paroi extérieure ectodermique du corps. C'est cet allongement qui fait prolonger le tæniole auparavant soudé avec la paroi inférieure de la gouttière gastrale. Cette partie est située entre la paroi gastrale et celle du corps et n'est pas entourée par une gaine endodermique. En outre on voit souvent chez un Scyphistome de grande taille à tentacules nombreux et bien développés, que les tænioles peuvent être restées dans toute leur longueur, entre la paroi gastrale et celle du corps. Cette modification histologique a dû être réalisée par la double influence décrite plus haut, c'est-à-dire par l'extension de la cavité gastrale et la disparition de la gouttière gastrale au niveau du disque tentaculaire. On n'est pas étonné de remarquer que le tentacule d'un Scyphistome âgé est dépourvu complètement de lumière centrale, même à sa base. Les quatre tænioles sont dans ce cas projetées à la périphérie du disque tentaculaire. Elles présentent ainsi la même disposition que la partie suivante. Mais elles pourraient bien

reprendre leur disposition primitive au moment où la strobilation est recommencée. On aura à ce moment-là, à la suite de l'extension considérable de la cavité gastrale, qui s'accroît vers l'extérieur pour former la gouttière gastrale du strobile et qui laisse sur place les quatre tænioles, quatre colonnes endodermiques, dans lesquelles se trouvent les tænioles. Chez un strobile qui vient de se former, tous ces organes, ces quatre tænioles, sont déjà transformés, en dégénérescence, remplacés par quelques filaments gastriques, qui ne s'attachent qu'à la face inférieure de la paroi gastrale du strobile, mais gardent encore leur disposition primitive.

Nous ajoutons encore ici que les tænioles d'un Scyphistome provenant d'un bourgeonnement sont en tout point identiques à celles d'un Scyphistome provenant d'une Planula. Seulement leur développement est plus rapide à cause de la rapidité de l'allongement de la paroi gastrale, favorisé par l'abondance des substances de réserve.

La formation des filaments gastriques est reliée étroitement à celle des tænioles. Ce sont des prolongements plus ou moins longs de la paroi gastrale de la région où les quatre tænioles sont côte à côte. Ils sont formés essentiellement par des cellules vacuolaires et jouent un rôle prépondérant dans la digestion extracellulaire. L'apparition et le développement de ces filaments suivent toujours le développement de la région postérieure de la cavité gastrale. Chez un Scyphistome jeune, bien que muni de quatre tænioles, on observe difficilement la présence de ces filaments même sur les coupes faites au moment de la digestion. C'est seulement chez un Scyphistome dont la partie moyenne, formée par les cellules endodermiques vacuolaires, de la paroi de la cavité gastrale, est bien développée, qu'on peut observer quelques filaments de faible longueur. On remarque que l'apparition de cet appareil, chez un Scyphistome issu de bourgeonnement, est sensiblement plus tardive que celle d'un Scyphistome provenant d'une Planula.

7^o DÉTACHEMENT DES JEUNES SCYPHISTOMES

Le détachement d'un jeune Scyphistome isolant le bourgeon de l'organisme maternel est précédé d'un amincissement du stolon d'union. Mais la libération d'un bourgeon n'est pas toujours régulière. Elle se réalise tantôt au moment où le jeune bourgeon ne possède que quatre tentacules, tantôt beaucoup plus tard. Toutefois on constate, d'une façon générale, que la fixation de la sole pédieuse au substratum par des tonofibrilles détermine le détachement du jeune animal. Il peut être très précoce si cette opération de la fixation est achevée plus tôt ; il est au contraire tardif

si cette dernière a lieu sensiblement tard. Cela dépend aussi des circonstances environnantes auxquelles le bourgeonnement est soumis ; l'agitation irrégulière, par exemple, de l'eau ambiante en est la principale. Nous avons fait à cet égard une comparaison entre l'eau sédentaire et l'eau agitée par l'écoulement irrégulier auquel étaient soumis deux jeunes bourgeons au même état de développement ; les résultats confirmèrent bien cette considération. La nature du substratum sur lequel le jeune bourgeon se fixe est aussi importante. Les jeunes bourgeons se fixent beaucoup plus facilement sur la tunique des Ascidies que sur la paroi d'un bac ; gênée par l'agitation irrégulière d'eau ambiante, l'adhérence des tonofibrilles est particulièrement précaire sur ces parois. Dans ce cas le jeune bourgeon se fixera, non par la face inférieure de son corps, mais par le sommet de son stolon, qui a été collé au substratum. C'est par un simple raccourcissement que le jeune Scyphistome fait disparaître la partie du stolon qui occupait la région comprise entre le sommet de ce dernier et le jeune individu, après avoir rompu l'autre partie du stolon qui avait relié le bourgeon à la mère. Ainsi fixé, le jeune Scyphistome présente sans tarder une forme haute dont le pédoncule correspond à une partie du stolon disparu. Si les Scyphistomes issus du bourgeonnement sont au nombre de deux et sont situés côte à côte sur la même partie du stolon, on a alors un monstre double sur une seule souche, soit un monstre double monosomien adelphe. J'ai observé assez fréquemment cette sorte de fixation dans mes élevages, dont les Scyphistomes étaient tous fixés sur des lames ou sur les parois du bac. Le contraire se produit quand le bourgeonnement est réalisé sur la tunique des Ascidies. Le substratum rencontré est beaucoup plus facilement traversé par les tonofibrilles. Une fois entrés en contact par la face inférieure du bourgeon, la fixation est réalisée à coup sûr, même dans des circonstances peu favorables, telles que par exemple l'eau ambiante agitée irrégulièrement. Une fois fixé et après avoir rompu la relation stoloniale avec la mère, le jeune Scyphistome raccourcit son stolon des deux côtés et finit par le résorber complètement. Le sommet du stolon, collé auparavant sur la tunique et décollé par ce raccourcissement, laisse voir pendant assez longtemps la trace de ses tonofibrilles ; parfois la persistance de ces dernières est tellement longue qu'on les reconnaît facilement dans la région où le stolon a été résorbé.

Par la facilité de la fixation des tonofibrilles et le peu de résistance de la surface de la tunique, les Scyphistomes élevés sur ce support présentent un mode de séparation entre le jeune bourgeon et le parent un peu différent de celui des Scyphistomes élevés sur les parois du bac. Le jeune bourgeon se fixe à la tunique non par l'extrémité de son stolon, mais souvent par la face inférieure de son corps. Pour cette raison il reste généralement

plus près de son parent, et la partie du stolon qui l'attache subsiste plus longtemps. La rupture du stolon est précédée par un effilement lent. Il n'est pas rare de rencontrer un jeune bourgeon muni déjà de huit tentacules attaché encore au parent par un stolon très effilé. Ce fil très grêle peut persister à cause du déplacement difficile du jeune bourgeon sur la tunique. On peut observer dans ce cas deux ou trois bourgeons bien avancés vivant encore en union avec le parent. Il résulte de ce qui vient d'être dit que les colonies de Scyphistomes bourgeonnés sont sensiblement plus serrées que celles produites sur les lames de verre.

5. — Résumé et conclusion

Les phénomènes histologiques de la stolonisation et du bourgeonnement que nous avons pu observer peuvent être résumés de la façon suivante :

1° Le stolon prolifère possède un axe endodermique riche en cellules glandulaires et une lumière centrale communiquant avec la cavité gastrale du parent. Coupé accidentellement, il peut se transformer spontanément en un Scyphistome après avoir présenté une forme de Planula.

2° Le premier indice du début du bourgeonnement est l'opacité de l'axe central du stolon, qui diminue sensiblement son pouvoir de contraction à cause de l'abondance des substances de réserve dans l'endoderme.

3° Le commencement du bourgeonnement est marqué par l'apparition d'un renflement à un point quelconque du stolon. Ce renflement est produit par le rapide développement de l'ecto-et l'endoderme de cette région, dont les cellules mésogléennes ne jouent aucun rôle important. Un peu plus tard se produit dans ce renflement une gouttière à la suite d'une évagination de l'endoderme vers l'extérieur. Avant le fonctionnement de la bouche du jeune bourgeon cette gouttière communique toujours avec la lumière centrale du stolon.

4° La multiplication cellulaire est très active au sommet du renflement. Des cellules migratrices se dirigent aussi vers cette région, dont l'ectoderme s'épaissit de plus en plus et finit par former à l'extérieur un ou deux mamelons. C'est le point de départ des tentacules. La multiplication des cellules endodermiques est moins active, mais par l'intermédiaire de la mésogée elle fournit à l'ectoderme des grains qu'elle contient.

5° L'orifice buccal du jeune bourgeon est formé en même temps ou avant l'apparition des mamelons tentaculaires, mais la différenciation du tissu pharyngien et le fonctionnement de la bouche ne se réalisent qu'après la formation définitive de deux ou trois tentacules. La forme de la

bouche se stabilise quand les tentacules perradia sont formés et les quatre tænioles constituées.

6° Dans la formation de la bouche l'endoderme joue le rôle principal, c'est lui qui constitue le tissu pharyngien. La levée d'un Scyphistome est donc endodermique et il n'y a pas d'invagination ectodermique.

7° La différenciation du revêtement de la cavité gastrale en zone de cellules vacuolaires et zone de cellules glandulaires se fait après la formation définitive de la bouche.

8° Les quatre cordons tæniolaires prennent naissance après la formation des deux tentacules perradiaux. Ils commencent par l'apparition de quatre invaginations de l'ectoderme péristomial, dont la douille s'enfonce dans la mésoglée et repousse l'endoderme vers le côté. C'est en même temps le point de départ de la formation des plis gastraux.

9° Chez un bourgeon les quatre tænioles n'atteignent pas le disque pédieux, mais forment, avec la paroi gastrale, un cul-de-sac. Ce n'est qu'après le développement de l'éphyrum que les tænioles s'enfoncent et finissent par toucher le disque pédieux du Scyphistome.

La stolonisation du Scyphistome peut être considérée comme un stade préparatoire du bourgeonnement, bien que dans certains cas un stolon prolifère puisse rester longtemps sans donner naissance à un bourgeon. Cette considération peut être confirmée par la régénération provoquée d'un fragment de stolon. Bien que cette régénération soit beaucoup plus lente que le développement d'un bourgeon, le fragment isolé d'un stolon peut simultanément donner naissance à un jeune Scyphistome, qui ne diffère en rien de celui issu d'un bourgeonnement.

Pour cette raison le passage des substances nutritives du Scyphistome mère vers la région où va pousser un bourgeon n'est pas nécessaire. Mais elle peut accélérer la croissance d'un bourgeon. Dans le phénomène de la nutrition et de la croissance d'un bourgeon les cellules endodermiques émigrées jouent un rôle important. Quant à la l'organogénèse elle est plutôt l'œuvre des cellules ectodermiques sauf en ce qui concerne la formation de la lèvre. Tandis que les cellules mésogléennes, inférieures en nombre, qui n'apparaissent que plus tard, ne jouent pas un rôle aussi important.

Comparée avec la croissance d'une Planula, la croissance d'un bourgeon, au point de vue histologique, présente quelques différences importantes. Elles se manifestent chez ce dernier d'abord par l'apparition et le fonctionnement tardif de la bouche ; puis par l'irrégularité de la poussée des tentacules ; enfin par la formation définitive plus lente des organes tæniolaires. Mais tous ces faits peuvent être expliqués par des facteurs physiologiques. D'abord le mode de vie, solidaire chez un bourgeon, indépendant chez une Planula, oblige cette dernière à avoir une bouche fonctionnelle, afin qu'elle

puisse utiliser les matières nutritives du milieu extérieur. Ensuite la poussée irrégulière des tentacules chez un bourgeon est due au développement inégal de la région antérieure du bourgeon, influencée par la position du stolon. Enfin l'apparition des organes tæniolaires résulte du fonctionnement tardif de la bouche.

Si un bourgeon bénéficie des matières nutritives provenant du parent, par contre une Planula réalise plus tôt le fonctionnement de sa cavité digestive. C'est pour cela qu'un Scyphistome provenant du bourgeonnement présente longtemps une forme ramassée et aplatie, tandis que celui issu d'une Planula ne tarde pas à prendre la forme dressée d'un Scyphistome adulte.

VI. — STROBILATION

1. — Historique

En 1841 Sars (M.) avait publié ses travaux sur l'étude du développement des Méduses *Aurelia aurita* et *Cyanea capillata*. Il avait constaté que le Scyphistome pouvait, par voie asexuée, donner naissance au *Strobila octoradiata*, qui se transformait à son tour en une Méduse libre. Schulze (1871) a étudié les premiers stades du développement de l'*Aurelia* et a noté que chez ce dernier existe une forme embryonnaire, qui donna de forme nommée *Strobila*. Claus, en 1877, en observant l'évolution du Scyphistome, a confirmé que ce polype pouvait, par la strobilation, donner naissance à une *Ephyra*. En 1884 ce même auteur, en étudiant le développement de l'*Ephyra* de *Colylorhiza* et de *Rhizostoma*, a constaté que la formation de la couronne labiale se faisait par dévagination et qu'elle était par suite endodermique. Götze (A.), en 1885, au contraire, dans ses travaux sur le développement des *Aurelia*, *Pelagia* et *Chrysaora*, a attribué à cette formation une origine ectodermique par invagination de la région orale de la larve. Pour lui, non seulement la formation du pharynx, mais encore celle d'une partie des poches gastrales et de leurs dépendances sont aussi ectodermiques. Il admet que la formation du pharynx d'une *Ephyra* est aussi due au même mécanisme. Mais Hein (W.) (1900) et Friedemann (O.) (1902) étudiant l'*Aurelia aurita* arrivaient à la même conclusion que Claus.

Héric (M) (1909) a le premier décrit en détail l'histologie de la strobilation de *Chrysaora hysocella*. Il a, en plusieurs points, corrigé les descriptions anatomiques des auteurs précédents. Il a établi les faits suivants :

L'ébauche du proboscis de chaque Ephyranon terminale est représentée par le canal d'union. A celui-ci s'annexent du côté gastral quatre évagination vésiculaires qui par la formation de quatre fentes buccales à leur partie distale, se détachent de exombrelle et deviennent les lobes buccaux. Entre les quatre fentes buccales persistent quatre tractus d'union.

Dans les méridiens septaux se forment quatre lobes de soudure, qui naissent par croissance libre des lobes buccaux en égard des tractus d'union ; processus qui amène par la suite les lobes buccaux à s'unir en un canal unique.

Les cavités subgénitales de l'Ephyra constituent des néoformations qui n'ont aucun rapport ontogénétique avec les entonnoirs septaux. Cependant on pouvait admettre un rapport morphologique à la condition de considérer les processus actuels comme cœnogénétiques.

Pour HERIC, le feuillet interne des lobules buccaux et des lobules de croissance est endodermique; tandis que le feuillet externe appartient à l'ectaderme. En outre, il estimait que les cavités sous-génitales ont, au point de vue cœnogénétique, un rapport morphologique avec le réseau septal.

PERCEVAL (1923) a étudié la strobilation d'*Aurelia aurita*. Il a décrit les divers processus de remaniements anatomiques par lesquels se réalisent les étranglements du strobile, le manubrium de l'Ephyra et la régénération du proboscis du polype inférieur. Il a signalé aussi la reconstitution des tentacules.

En ce qui concerne la morphologie de la strobilation du Scyphistome de *Chrysaora*, HÉROUARD (1920) a noté que le Scyphistome strobilé pouvait former des monstres doubles monocéphaliens. Il a signalé l'existence de la bistrobilation, qui correspond aux strobilations successives de deux individus formant un monstre monocéphalien. Les Méduses provenant de la strobilation d'un monstre monocéphalien sont normales. Il a noté que chez un monstre double monocéphalien les champs de forces morphogéniques se correspondaient axe par axe, mais que les individualités restaient distinctes.

2. — Préparation de la strobilation et les premiers étranglements

Lorsque le Scyphistome s'allonge jusqu'à certaine longueur les premiers étranglements apparaissent aussitôt. Ils sont d'abord au nombre de deux ou trois situés à la partie distale du corps. De nouveaux apparaissent ensuite successivement de haut en bas, jusqu'à la souche du Scyphistome. Ces étranglements sont, d'abord, sensiblement égaux entre eux puis pour les plus rapprochées du cercle tentaculaire les sillons circulaires deviennent plus profonds. Ces sillons se décomposent chacun en deux petits sillons secondaires: c'est le commencement de la formation des lèvres. Chaque étranglement présente ainsi deux anneaux superposés inégaux dont le plus petit est toujours situé au-dessus, sauf pour le premier article qui a à sa partie antérieure le cercle tentaculaire du Scyphistome et la lèvre de ce dernier, qui deviendra la lèvre de sa future Éphyra. Un Scyphistome de grande taille peut avoir tout le long du corps treize à quinze étranglements.

On sait que le Scyphistome entré dans la période de la strobilation

refuse tout aliment. On remarque dans les coupes correspondant à cette phase, que l'endoderme à cellules glandulaires est très développé ; il s'étend normalement jusqu'à la limite de l'éphyrulum ; l'endoderme de la souche au lieu d'être représenté seulement au fond de la cavité gastrale s'étend sur toute la hauteur du strobile. Le Scyphistome est donc très riche en substances de réserve au moment de la strobilation. L'apparition d'anneaux renflés est due à l'œuvre de multiplication active de l'endoderme et de l'ectoderme de la paroi de l'éphyrulum. Si on examine de près la coupe d'un étranglement, on remarque qu'à la région connexe qui correspond à l'anneau d'un étranglement, il y a constamment deux ou trois rangées de noyaux en voie de multiplication. Dans les régions concaves, qui correspondent aux deux sillons interannulaires, il n'y a qu'une rangée de cellules palissadiques, dont les noyaux restent tous au repos (fig. 35). Ce fait caractéristique est identique, aussi bien dans l'endoderme, que dans l'ectoderme de ces régions. Dans les cellules palissadiques tous les noyaux possèdent un petit nucléole et la chromatine est dispersée en petits fragments ; le protoplasme est homogène, clair et dépourvu de toute espèce de granulations ; enfin la membrane est très nette et forme un contour très régulier. On n'y trouve même aucune vacuole cnidogène. Toutes ces cellules sont disposées rigoureusement sur un rang. Les cellules de la région convexe sont disposées tout autrement. Tout d'abord, on n'y distingue plus les limites de telle ou telle cellule, les noyaux ont de gros nucléoles condensés avec la chromatine et le reste du contenu du noyau est tout à fait clair. Dans le protoplasme on distingue diverses sortes de granulations : des nématocystes à divers états de développement, des vacuoles cnidogènes, etc. L'aspect général de ces régions est nettement différent de celui des cellules palissadiques. Mais cette différence n'existe, bien entendu, pas au commencement de la formation de l'étranglement ; elle disparaît d'autre part quand les lobes aliformes et les lèvres font leur apparition.



FIG. 35. — Coupe longitudinale d'une annulation strobilée montrant les endroits où se trouvent les cellules actives qui forment syncytium.

3. — Cellules migratrices

En outre, on constate ce fait remarquable : tout au fond de la cavité gastrale, l'endoderme rejette la plupart de ses cellules glandulaires, qui deviennent ensuite sphériques une fois libres. Ce sont essentiellement

des cellules glandulaires homogènes et des cellules granuleuses (pl. V, fig. 4). Les dimensions de ces cellules sont sensiblement plus grandes que celles des autres ; comme elles flottent toutes dans la cavité ou la gouttière gastrique, elles deviennent toutes arrondies (pl. V, fig. 6, *cl*, *c*). Leurs noyaux sont presque tous dégénérés en une tache chromatique, qui tantôt reste au milieu de la cellule, tantôt est rejetée à la périphérie par les granulations, surtout par les jeunes nématocystes. On trouve très souvent dans ces cellules les divers stades de développement des nématocystes à axe ou sans axe. Ces derniers présentent encore un développement très actif : il n'est pas rare qu'on trouve dans une seule cellule glandulaire trois ou quatre de ces éléments (pl. V, fig. 4). Les vacuoles cnidogènes sont souvent mêlées avec des granulations, qui se trouvent au voisinage ; mais on peut les distinguer assez facilement dès leur début grâce à leur contour net et caractéristique dont nous avons parlé plus haut. Les granulations que nous remarquons dans une cellule glandulaire homogène peuvent se multiplier en groupes qui envahissent finalement tout l'intérieur

de cette cellule. C'est ce qui nous amène à croire que ces cellules à granulations ne sont autre chose que des dérivés des glandes homogènes. On trouve souvent encore dans ces cellules d'autres granules, qui sont colorés intensivement par l'éματοxyline au fer. Mais ils ne sont jamais groupés et leurs diamètres sont très différents.

Les cellules glandulaires ainsi constituées et mises en liberté restent d'abord au fond de la cavité gastrale, flottent ensuite dans l'espace antérieur de cette cavité (pl. V, fig. 6), émigrent enfin dans toutes les régions concaves des étranglements et y restent définitivement. Après avoir été en contact avec les cellules endodermiques de ces régions les substances nutritives qu'elles contiennent dans leur protoplasma ne tardent pas à être absorbées par les cellules de l'épithélium endodermique (pl. V, fig. 2). D'une façon générale les substances de réserve absorbées par ces dernières sont transformées auparavant en granulations, qui ne laissent comme traces dans les cellules qu'elles ont quitté que des réseaux fins et concentriques (pl. V, fig. 2 et 3 *cl*, *v*).

Un Scyphistome qui possède treize anneaux d'étranglement reste souvent de quatre à douze heures à l'état stationnaire. Ce court arrêt du développement est une période pendant laquelle prennent naissance de nouveaux organes de la future Ephyra et correspond exactement au transport des substances de réserve par les cellules glandulaires émigrées.

Chez le Scyphistome de *Chrysaora* la strobilation est presque toujours polydisque, c'est-à-dire donnant plusieurs Éphyras à la fois. Je n'ai jamais observé dans mes élevages de strobile monodisque : au contraire assez

souvent on rencontre des bistrobilitations de monstres doubles mono-céphaliens, que HÉROUARD a déjà signalés en 1920. Ce sont d'ailleurs toujours les Scyphistomes de grande taille, ayant plusieurs années d'existence, qui seuls en paraissent capables comme HÉROUARD l'avait noté déjà. Les Scyphistomes les plus jeunes dont l'éphyrium est encore peu développé et ne possède pas assez de substances de réserve dans la souche, ne strobilent presque pas.

4. — Résorption des tentacules

Les tentacules d'un Scyphistome au début de la strobilation n'ont pas la même disposition et ne sont pas en même nombre que chez un Scyphis-

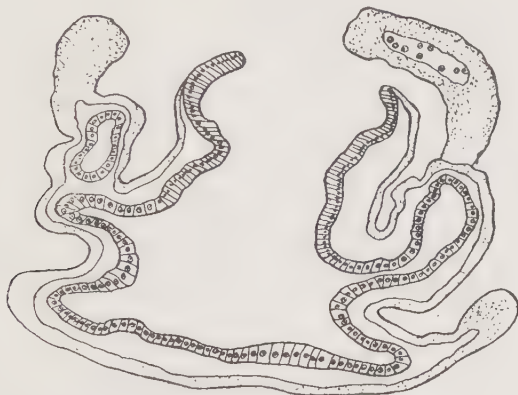


FIG. 36. — Coupe d'un éphyra en formation, montrant les tentacules résorbés par une dégénérescence tentaculaire.

tome qui vient de naître d'un bourgeon. On sait que chez ces derniers les tentacules sont fixés régulièrement sur un cercle uniforme, sans présenter de distinctions entre eux. Chez un Scyphistome en strobilation au contraire ils changent de positions relatives : les perradiaux et les interradiaux restent dans leur disposition habituelle, tandis que les adradiaux se renversent en dehors et l'on a alors un cercle tentaculaire composé de deux couronnes concentriques, la plus externe formée par les tentacules adradiaux, qui alternent avec ceux de la couronne interne (HÉROUARD, 1920). Quand le premier anneau éphyrien est formé, le cercle externe de tentacules se trouve au-dessus de lui. Au fur et à mesure que la constriction resserre les tentacules de ce cercle dégèrent. C'est d'abord le fouet qui se rétracte en une courte colonne (fig. 36 et 37 f) fusiforme.

En même temps à la base de chaque tentacule, si le nombre de tentacules de ce cercle est de huit, se soulèvent deux renflements légèrement aplatis, situés de part et d'autre (fig. 36, *enf.*). C'est le commencement de la formation des lobes aliformes de la première Éphyra qui succèdent immédiatement à la résorption des tentacules. Si le nombre total de tentacules est de vingt-quatre celui du cercle externe de seize, ils seront alors résorbés deux par deux dans un même renflement basilaire. Les tentacules du cercle interne, presque constamment au nombre de huit, sont résorbés

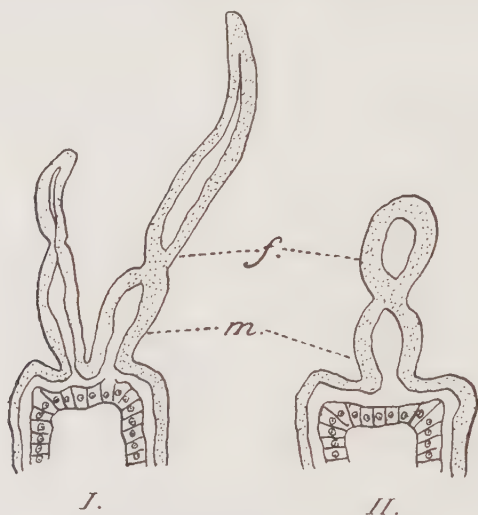


FIG. 37. — Tentacules en dégénération : I, deux tentacules d'un scyphistome à 16 tentacules résorbés en même temps par un seul mamelon lobulaire ; II, un tentacule d'un scyphistome à 16 tentacules persiste jusqu'à la formation de lobe.

un peu plus tard, mais ils alternent avec ceux du cercle externe et sont situés dans les selles, c'est-à-dire dans les incisures interlobulaires. Mais on rencontre souvent des Scyphistomes en strobilation avec un cercle unique de tentacules, au nombre de huit à seize. S'il y en a vingt-quatre il y a toujours un cercle supplémentaire, situé en dedans.

Les phénomènes cytologiques correspondant à cette résorption sont particulièrement intéressants. Dans les coupes, nous avons remarqué que toutes les cellules endoermiques sont remplacées par des cellules glandulaires géantes avec quelques cellules granuleuses homogènes très peu nombreuses (pl. V, fig. 1). Il faut y ajouter toutes les cellules endodermiques, qui constituent la partie axiale du tentacule. Elles deviennent aussitôt sphériques pourvues chacune d'un noyau normal et ne contenant dans leur

protoplasme aucune enclave (pl. II, fig. 1 *cl*, *g*). Ce sont alors des cellules dégénérées et cette dégénérescence est la cause unique de la disparition des tentacules. Toutes ces cellules libérées tombent dans la base du tentacule, s'y accumulent en massifs et se chargent bientôt d'un autre rôle : la formation des lobes aliformes

5. — Formation des lèvres

La première Éphyra conserve la bouche du Scyphostome primitif et n'a donc pas à former de lèvres. Mais les Éphryras qui suivent doivent,

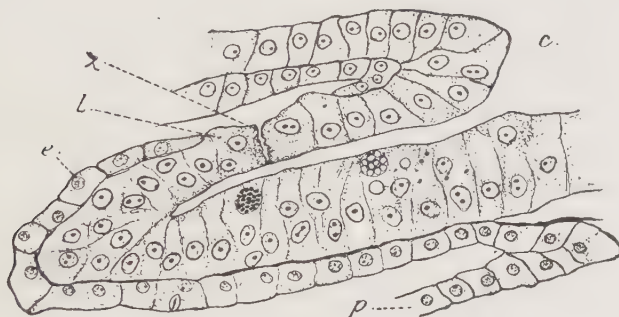


FIG. 38. — Coupe longitudinale d'une couronne labiale (petits anneaux) en voie de formation. On remarque une zone de rupture (*z*) qui se produit au niveau de la région antérieure d'annulation : *c*, cavité gastrale centrale ; *e*, ectoderme de la lèvre ; *l*, zone endodermique labiale ; *p*, ectoderme périsonien.

au contraire, accomplir un travail considérable pour que chacune d'elles présente une bouche analogue à celle de la première. Nous avons dit que quand les constriction éphyriennes sont toutes formées, apparaissent, dans les sillons annulaires de petits anneaux secondaires, qui se présentent alternativement avec les grands anneaux. Ainsi de haut en bas chaque grand anneau a un petit anneau au-dessus de lui. Un grand anneau précédé d'un petit anneau correspondra à une future Éphyra tout entière. Le grand anneau sera l'ombrelle proprement dite de l'Éphyra et le petit anneau deviendra la couronne labiale. Au fur et à mesure que la strobilation avance on remarque qu'une rupture se prépare entre chaque petit anneau et le grand anneau de l'Éphyra qui précède ; après cette séparation il existe deux bords libres (fig. 38, *b*, *c*) : un situé au sommet de l'ombrelle formée par le grand anneau, l'autre en haut du petit anneau. Ce dernier a son bord replié

d'abord vers l'intérieur et conserve encore l'allure qu'il avait au moment de la rupture ; il s'étend ensuite successivement vers l'extérieur en s'épanouissant (fig. 39, *l' l''*). Il forme ainsi une surface à peu près plane parallèle à la face sous-ombrelle du grand anneau. C'est ainsi que se forment les lèvres des Éphyras non terminales. Mais ces lèvres ne sont pas encore complètement libérées de leurs attaches avec l'Éphyra qui précède : les quatre tænioles qui s'étendent sur toute la hauteur du strobile et relient encore les Éphyras successives en voie de séparation. La rupture de ces quatre points d'attache est le dernier acte qui permet à l'Éphyra de se libérer.

Les phénomènes histologiques qui accompagnent la formation de la lèvre présentent un intérêt particulier. Ce sont eux, en effet, qui nous permettent de nous faire une opinion sur l'origine ectodermique ou endodermique du revêtement épithélial externe de la lèvre, et on connaît les controverses qui ont eu lieu à cet égard. Les uns partisans de l'origine ectodermique (HATSCHEK, LANG, GÆTTE, HYDE) rattachaient les Scyphistomes aux Anthozoaires. Tandis que les partisans de l'origine endodermique (CLAUS, CHUN, HÉRIC) opposaient aux Anthozoaires la groupe des Polypoméduses formées des Scyphistoméduses et des Hydroméduses.

On remarque d'abord que l'ectoderme et l'endoderme d'un petit anneau destiné à former une lèvre, sont sur toute leur étendue de même épaisseur et de même structure. A un stade plus avancé on constate au contraire entre eux une différence de plus en plus marquée. C'est l'endoderme qui accomplit le travail de multiplication cellulaire le plus actif. On distingue facilement dans ces régions des noyaux nombreux et serrés se multipliant par amitose rapide (fig. 37). L'ectoderme, poussé de dedans en dehors par l'endoderme, garde au contraire ses cellules inactives et finit par devenir une lame mince de cellules aplaties, disposées en une seule couche. Un peu plus tard on constate que, dans l'endoderme, se présentent encore deux régions différentes. L'une comprend toute la portion inférieure du petit anneau et une petite portion au-dessus de son équateur, qui marque la région la plus renflée en dehors. L'autre région, qui se trouve immédiatement au-dessous du grand anneau de l'Éphyra précédente (du côté distal) comprend le reste du petit anneau. Ces deux régions deviennent de plus en plus inégales : la première continue toujours à se développer ; la deuxième semble rester à l'état stationnaire et est constituée par des cellules cubiques, qui s'amincissent même encore en cellules aplaties ; les noyaux y sont nettement à l'état de repos. Tandis que les cellules de l'endoderme sont, au contraire, des cellules allongées cylindriques bien comprimées les unes contre les autres ; et dont les noyaux souvent en division sont sensiblement plus volumineux que ceux de l'ectoderme. Leur protoplasma contient de nombreuses granulations isolées, mais il n'y a que peu d'autres enclaves. Ces

cellules prennent, pour cette raison un aspect de plus en plus homogène et finissent par prendre complètement le caractère de cellules pharyngiennes. L'ectoderme étant poussé continuellement par l'endoderme, il n'existe entre eux presque plus d'espace pour la mésoglée, et celle-ci est réduite à une simple lame très mince, qui sépare visiblement les deux feuillets ; c'est la seule différence entre les lèvres du strobile et celles d'un Scyphistome ordinaire.

Dans un stade un peu plus avancé on peut observer la rupture achevée, qui donne naissance à deux bords libres dont l'un appartient à l'exombrelle de l'Éphyra qui précède, l'autre correspond à la lèvre de l'Éphyra considérée.

C'est le tissu le plus mince qui subit le premier cette rupture. L'ectoderme de cette région ne joue qu'un rôle passif. Il arrive un moment où il ne peut plus suivre le développement actif de l'endoderme ; il est alors obligé de se rompre aux points les plus étirés. Il se produit ainsi une rupture circulaire de l'ectoderme sur la face supérieure du petit anneau. L'endoderme qui se trouve au-dessous de cette rupture reste alors à nu. Peu après, l'endoderme se rompt à son tour suivant le même contour, ce qui donne

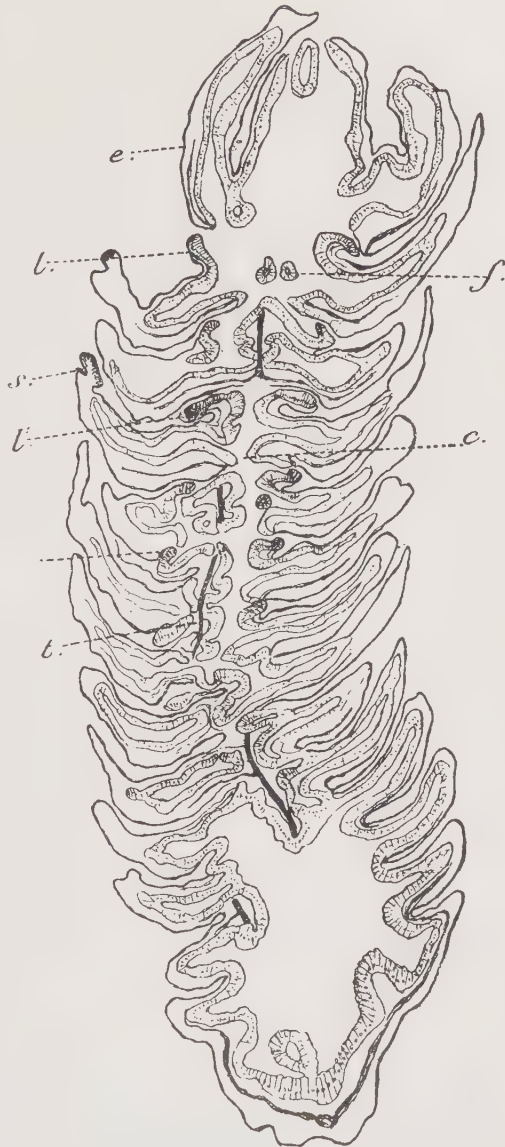


FIG. 39. — Coupe longitudinale semi-schématique d'un strobile complet à 12 éphyras en voie de formation : *e*, première éphyra ; *l*, lèvre de deuxième éphyra ; *l'* lèvre de quatrième éphyra ; *f*, filaments gastriques ; *s*, organes sensoriels ; *c*, cavité centrale ; *t*, tæniolæ.

l'endoderme se rompt à son tour suivant le même contour, ce qui donne

ainsi naissance à une rupture circulaire analogue à celle de l'ectoderme (fig. 38, *a* et 39 *r p*). La ligne de rupture est toujours située, non sur le bord externe de l'anneau, mais au milieu de sa face distale et s'ouvre d'abord dans les radius pour s'étendre de proche en proche dans les inter-radius.

Au niveau de la ligne de rupture les deux feuillets restent intimement accolés, au pourtour de la future bouche, sans interposition de mésoglée. Au moment de la rupture le bord de la bouche est retourné vers l'intérieur, et la petite collerette attenante à l'exombrelle précédente est retournée vers l'extérieur, ces deux parties conservant un certain temps la disposition qui a précédé la rupture (fig. 39, *c*).

On peut dire, il me semble, que la rupture est non seulement due au développement inégal, qui existe entre les deux feuillets et les régions supérieure et inférieure de ce tissu, mais encore qu'elle est provoquée par les mouvements rythmiques de contraction et d'extension, qui sont à ce moment tout à fait caractéristiques du strobile.

Nous sommes arrivés maintenant à la formation proprement dite des lèvres de l'Éphyra. Ce sera encore uniquement l'œuvre de l'endoderme. Il continue toujours sa multiplication cellulaire, donnant naissance exclusivement à des cellules semblables à celles d'une lèvre de Scyphistome. Il s'épaissit, s'agrandit de telle sorte qu'on le distingue très nettement de l'endoderme du proboscis proprement dit. Mais, même après avoir atteint sa structure histologique, la lèvre garde encore assez longtemps son reploie-ment vers l'intérieur, ce qui la différencie nettement d'une lèvre de Scyphistome. Chez un Scyphistome strobilé, on remarque, sauf pour la première Éphyra, que toutes les Éphyras suivantes ont une lèvre libre, dont le bord est toujours replié en dedans. Ce n'est qu'au moment où l'Éphyra va se détacher, que la lèvre s'étend vers l'extérieur pour prendre sa forme définitive.

On sait que les derniers liens qui retiennent l'Éphyra au strobile sont les quatre tænioles. Il en résulte qu'au moment où une Éphyra se libère, elle présente au sommet de son ombrelle un orifice béant dans lequel font saillie les tronçons des quatre tænioles rompues, tandis que l'Éphyra suivante dont elle vient de se détacher présente sur le pourtour interne de son orifice labial les extrémités des tænioles du strobile. Mais ces extrémités se résorbent bientôt et disparaissent entièrement. On a donc toujours chez une Ephyra qui se détache une lèvre lisse et normale.

Nous voyons donc qu'ici encore toutes les Éphyras ont une lèvre d'origine exclusivement endodermique, analogue à celle d'un Scyphistome issu d'une Planula ou d'un bourgeon, ainsi que l'a signalé HÉRIC (1907).

6. — Formation des lobes et des organes sensoriels

On sait que l'Éphyra ne possède plus de tentacules ; ils sont remplacés par les lobes aliformes. Nous avons vu plus haut que la première Éphyra résorbe les tentacules du Scyphistome en même temps que se forment simultanément à leur base deux expansions lobuliformes. Dans l'angle situé entre ces deux lobules, là où s'insérerait le tentacule, se forme un petit renflement qui sera l'organe sensoriel. Les disques éphyriens suivants, n'ayant pas à accomplir un travail de résorption des tentacules, imitent cependant la première Éphyra pour former eux aussi, sur le bord du disque, huit lobes aliformes, ayant la même forme et les mêmes caractères. En ce qui concerne le développement il existe une légère différence entre le premier disque éphyrien et les suivants. Le premier, aidé par le matériel cellulaire provenant de la résorption des tentacules et accumulé à l'endroit où les lobes aliformes prendront naissance, manifeste un développement rapide ; tandis que les disques suivants étant dépourvus de ce matériel cellulaire, la formation des lobes y est relativement lente. Nous avons vu que les étranglements se présentent d'abord comme des bourrelets annulaires. Aux stades plus avancés le bord du bourrelet s'aminuit de plus en plus, finit par perdre la forme d'un anneau et prend la forme d'un disque. Quand ce disque a atteint une certaine grandeur, son bord se découpe en huit lobes, quatre radiaux et quatre interradiaux semblables. Pour tous les disques du strobile les lobes sont en nombre égal, et situés sur les mêmes méridiens. Tous ces lobes continuent leur développement et chacun se bifurque en deux lobules comme chez la première Éphyra. Il n'y a pas de différence de forme entre les lobes du premier disque et ceux des disques suivants. Toutes les cellules destinées à former des lobes, tant dans le premier disque que dans les suivants, ont besoin pour accomplir leur multiplication active, de ressources nutritives abondantes. Ces ressources leur sont apportées par des cellules migratrices, comme nous l'avons dit plus haut. Ces cellules proviennent de l'endoderme du fond de la cavité gastrale ; elles se détachent, flottent, montent dans cette cavité, aidées par le mouvement de contraction du Scyphistome lui-même. Elles finissent par s'introduire dans la poche gastrale de chacun des lobes. En y séjournant, elles se vident des substances nutritives qu'elles possèdent, et fournissent ainsi aux cellules lobulaires les ressources nutritives suffisantes (pl. V, fig. 2 et 3). Ce fait est tout à fait analogue à celui qui se produit au début des étranglements du strobile, et que nous avons décrit plus haut. Mais ici le phénomène se présente d'une façon encore plus nette. Les cellules endodermiques de la région interradiale reçoivent par consé-

quent, incessamment des granulations provenant des cellules migratrices. On constate par suite dans ces cellules endodermiques une augmentation considérable des granulations ; ces cellules ne tardent pas à se multiplier et à évoluer en une syncytium véritable, sans laisser subsister aucune trace des membranes cellulaires. Leurs noyaux ont, au contraire, une multi-

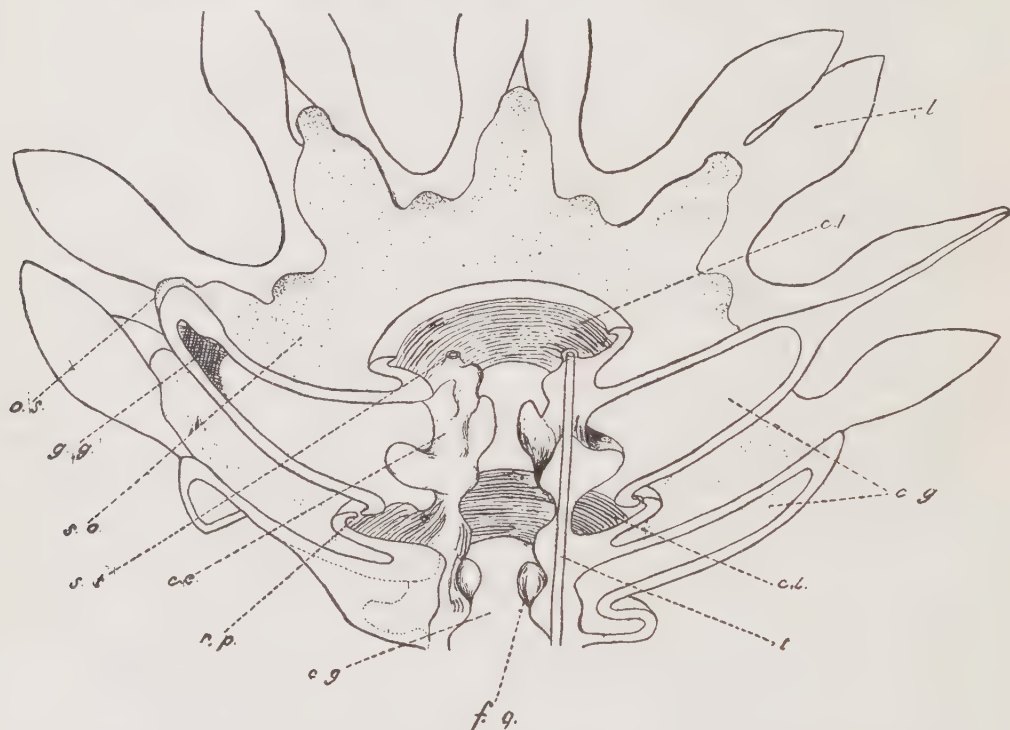


FIG. 40. — Schéma destiné à montrer la formation des éphyras et l'évolution de leurs organes internes pendant la strobilation : *l*, lobes ; *c, l*, couronne labiale dont le bord n'est pas encore déroulé ; *c, g*, cavité gastrique ; *t*, téniole ; *f, g*, filaments gastriques ; *r, p*, rainure circulaire résultant de la rupture du petit anneau ; *c, e*, colonne endodermique transformée en replis gastriques ; *s, t*, section transversale des ténioles et de leurs gaines endodermiques ; sous ombrelle d'éphyra ; *g, g*, gouttière gastrique ; organes sensoriels.

plication très nette. Les cellules ectodermiques, qui ne sont séparées des cellules endodermiques que par une mince couche de mésogée, présentent aussi une active multiplication (pl. V, fig. 3). Elles donnent naissance à des cellules allongées à protoplasma dense et homogène sans aucune trace d'enclaves, qui vont former du côté sous-ombrelle le revêtement de l'organe sensoriel. Toutes ces cellules sont destinées à former la couche extérieure de l'organe sensoriel de l'Éphyra. A partir de ce moment on

ne tarde pas à remarquer que dans cette région existe un renflement plus ou moins net dont la partie basilaire s'étrangle légèrement, de sorte qu'il réalise bientôt une forme de bouton (fig. 41). Dans ce renflement on ne trouve plus de cavité gastrale, celle-ci s'arrêtant à la base au moment où l'organe est définitivement constitué et le massif endodermique plein de l'organe, ne présente plus ni granulations ni cellules cnidogènes. On y distingue, en revanche, très visiblement les membranes cellulaires, qui

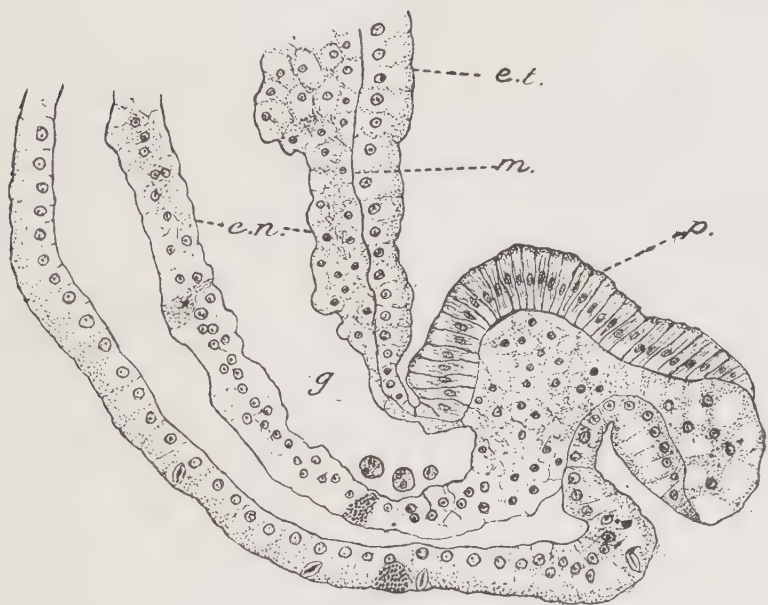


FIG. 41. — Coupe d'un épaississement du lobe d'une éphyra non encore libérée. La différenciation de cet épaississement en organe sensoriel est déjà avancée. On remarque une couche épithéliale (*p*) dont les cellules sont cylindriques et revêtent un endoderme plein ; dans la gouttière en cul-de-sac (*g*), subsistent encore quelques cellules émigrées ; *e*, *n*, endoderme du lobe ; *e*, *l*, ectoderme de lobe ; *m*, lame mésoglénne.

avaient été invisibles auparavant. Tandis que la couche extérieure, ectodermique, formée par des cellules à contour nette, en forme de cylindre et sensiblement égales entre elles, présente dans l'ensemble une allure semblable à celle de la lèvre (fig. 41, *cl*, *s*). On y observe difficilement les noyaux, qui sont généralement masqués par un protoplasma épais, dense et mélangé de fibrilles protoplasmiques réfringentes. En examinant à l'état vivant on constate que chez une Éphyra, même déjà libérée, les cellules ne possèdent aucune trace de pigment et ont une teinte opaque. Ces organes ne possèdent pas encore la structure définitive des corpuscules marginaux de la Méduse.

En l'absence des cellules pigmentaires et des fibrilles nerveuses, qui relient généralement les cellules des bâtonnets au cercle nerveux placé au-dessous, on peut se demander s'ils fonctionnent déjà comme des organes sensibles. Toutefois on peut considérer qu'ils sont l'origine des ocelles de la future *Chrysaora*.

Les gouttières gastro-vasculaires qui s'arrêtent à la base du renflement ne se prolongent pas non plus sur ses côtés. Elles s'arrêtent définitivement à l'endroit où le petit renflement s'est formé (fig. 41, *g. g.*). Au contraire l'ectoderme prolifère d'une manière indépendante et forme deux lobules saillants vers l'extérieur, simplement formés d'une lame mince où s'accolent deux nappes ectodermiques sans intercalation de mésoglée. Chez une Éphyra complètement libre les deux lobules de chaque lobe sont bien développés et présentent chacun une forme lancéolée (fig. 40, *l*). Ce sont d'excellents appareils locomoteurs, grâce auxquels la Méduse peut nager entre deux eaux. Chez ces organes ectodermiques il y a deux faits qui méritent d'être signalés : l'abondance des nématocystes répandus sur toute la surface des lobules, surtout à l'extrémité, et l'absence des cellules glandulaires. Ces deux faits nous permettent de considérer que les lobules aliformes d'une éphyra sont tout à fait comparables à un tentacule d'un Scyphistome ou d'une Méduse. Ce n'est qu'après l'expansion graduelle de l'ombrelle, qu'ils disparaissent peu à peu. Les tentacules poussent en même temps entre les corps marginaux.

7. — Rupture des tænioles

On sait que les quatre tænioles sont enveloppées par l'endoderme et forment dans la cavité gastrale quatre replis longitudinaux. Au moment où la strobilation va commencer, en même temps que s'opèrent, dans la paroi extérieure, les transformations que nous avons examinées plus haut la paroi de la cavité gastrale accomplit aussi un travail considérable, qui permet à l'animal de transformer complètement son organe interne en plusieurs organes nouveaux propres aux Éphyras. C'est un phénomène compliqué, où les quatre tænioles jouent un rôle très important. Elles relient les Éphyras l'un sur l'autre pendant qu'elles accomplissent leur évolution ; elles permettent ensuite la libération successive des Éphyras activées en se rompant au niveau du disque exombrelaire de chacune des Éphyras. Elles donnent enfin naissance aux filaments gastraux de chaque Éphyra en retirant de bas en haut leurs enveloppes endodermiques.

Quand se manifestent les étranglements du strobile, on constate, sur la paroi de la cavité gastrale, une expansion considérable, qui pousse vers l'extérieur l'endoderme accolé à l'ectoderme de chaque anneau étranglé,

mais dans les plans interradiaux l'endoderme bute devant les replis longitudinaux de telle sorte que les quatre poches gastrales séparées par quatre cloisons deviennent de plus en plus saillantes (fig. 42, A). En revanche, entre les deux anneaux produits par l'expansion de la paroi de la cavité, existe un bourrelet circulaire saillant vers l'intérieur, qui correspond à l'étranglement extérieur compris entre le grand anneau et le petit anneau. On a ainsi à l'intérieur de ces deux anneaux, qui formeront ensemble une Éphyra : quatre poches très profondes, quatre cloisons interradiales correspondant aux quatre replis gastraux du Scyphistome. Sur ces dernières se trouvent alternativement un bourrelet saillant et circulaire, qui formera le pharynx de la jeune éphyrule et deux espaces cloisonnés par des cloisons interradiales en huit compartiments superposés deux à deux dont les quatre plus petits sont situés au-dessus du bourrelet et les quatre plus grands, au-dessous. Les quatre petits compartiments situés en haut sont provisoires, puisque leur paroi correspond à celle des petits anneaux que nous avons décrits plus haut et qui vont être découpés circulairement pour former les lèvres. Les quatre cloisons sont aussi temporaires ; elles se transforment à la suite de l'amincissement et de la rupture des parois endodermique, qui reliaient primitivement ces cloisons, gaines endodermiques qui enferment les quatre cordons tæniolaires. Ces quatre gaines de la région labiale se découpent, au moment où se forment les lèvres de l'Éphyra. On voit à ce moment sur les lèvres quatre cordons formés par des tæniolaires libres, qui attachent de haut en bas l'éphyrule antérieure à la suivante. Le découpage de ces quatre enveloppes endodermiques des cordons tæniolaires est progressive et circulaire (fig. 40, *s. t*) ; les parties découpées se retirent peu à peu en haut et en bas. Le phénomène histologique est analogue à celui de la rupture de la paroi du petit anneau. Les bords libres circulaires de ces gaines endodermiques découpées persistent assez longtemps ; ce n'est qu'après la rupture même de ces tæniolaires

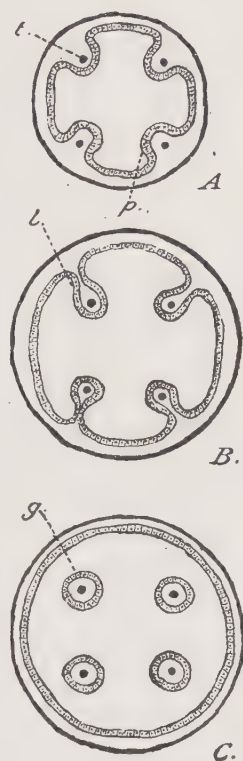


FIG. 42. — Schémas destinés à montrer la transformation des replis endodermique de la cavité gastrale de strobile en colonnes endodermiques : A, section transversale d'éphyrum d'un scyphistome non strobilé ; B, celle d'un scyphistome commençant à strobiler ; C, section transversale d'une éphyra en voie de formation ; t, tæniolae ; p, replis gastraux ; l, cloisons gastrales ; g, gaines endodermiques.

assez longtemps ; ce qu'ils disparaîtront.

La rupture de ces derniers n'étant pas toujours régulière, on voit souvent à la fois dans les coupes, des tænioles persistant et des tænioles coupées très prématurément ces dernières laissent néanmoins les vestiges de leur enveloppe endodermique et gardent encore leurs bords libres circulaires.

Par contre les quatre grands compartiments de la cavité gastrale persistent assez longtemps.

Les quatre cloisons sont aussi temporaires ; elles s'amincissent dans la région confinante à la paroi extérieure du strobile, et qui forme en quelques sorte mesentère par rapport à la tæniole ; elles finiront même par se rompre, de telle sorte qu'il ne persiste plus qu'une colonne endodermique libre formant gaine autour de la tæniole et traversant la cavité gastrale (fig. 42, *b et c*). Cette rupture est assez régulière, c'est-à-dire que les quatre cloisons disparaissent en même temps. A partir de ce moment les quatre poches gastrales communiquent largement entre elles du côté de la paroi, et il ne persiste plus comme trace des cloisons que les quatre colonnes dont nous avons parlé. Par le mouvement de contraction et d'extension les quatre cordons tæniolaires se rapprochent de plus en plus, surtout au niveau du pharynx. Tout ce qui précède est un changement important dans l'intérieur d'une Éphyra, changement qui donne une allure tout à fait différente à la cavité de cette dernière. On ignorait jusqu'à présent comment cela se passe ; les travaux remarquables de PERCIVAL (1923) sur la strobilation de l'*Aurelia* ne l'ont pas malheureusement mis en évidence, il paraît néanmoins que ce soit le même phénomène, que j'ai décrit plus haut.

Nous avons dit plus haut qu'au moment où la strobilation commence on constate que sur les cloisons gastrales, comme sur la paroi externe, se produisent des étranglements plus ou moins profonds. A chacun de ces étranglements correspondra le sommet d'une Éphyra, c'est-à-dire qu'il se trouvera rigoureusement au niveau de la base du grand anneau. Nous avons déjà dit que la rupture qui se produit en travers du petit anneau donne deux bords libres circulaires : l'un attaché au grand anneau suivant formera la bouche de ce dernier ; l'autre attaché à la face inférieure du grand anneau précédent se fermera au contraire de plus en plus et finira par s'oblitérer complètement. L'Éphyra possède ainsi une cavité gastrale close. Mais les quatre cordons tæniolaires, qui traversaient toute la hauteur du strobile, subsistent toujours. Entre deux Éphyras consécutives les tænioles sont nues, les gaines endodermiques n'existent qu'à la traversée de la cavité gastrale. La persistance de ces tænioles n'est pas tout à fait régulière, car une ou deux d'entre elles peuvent très bien se rompre avant la fermeture de la cavité gastrale ; dans l'ensemble cependant elles persistent jusqu'au dernier moment où les Éphyras ont complètement achevé leur transformation interne. Mais ici encore il faut distinguer entre la première

et les suivantes. Nous savons en effet que la première a pour couronne labiale celle du Scyphistome lui-même et qu'elle emporte avec elle les cavités mêmes des entonnoirs septaux. On observe que pendant la durée de la strobilation les quatre entonnoirs péristomiaux ne subissent presque pas de transformations importantes ; pour avoir ses quatre cordons tæniolaires, l'Éphyra n'aura à accomplir dans son intérieur qu'un remaniement modéré et que nous avons décrit. Au contraire les Éphyras suivantes, se forment au dernier moment où l'Éphyra antérieure est déjà libérée. Non seulement les transformations internes sont aussi compliquées que pour la première mais encore la transformation du petit anneau en couronne labiale est très compliquée. La couronne labiale formée par un petit anneau étranglé est traversée par quatre tænioles. On a donc une couronne labiale nettement différente de celle de la première Éphyra. Ce n'est qu'après la libération complètes de celles-ci que les quatre tænioles se coupent à l'intérieur des lèvres, se rétractent vers le bas et finissent par disparaître au-dessous de la couronne labiale. Cette dernière devient ainsi lisse sur ses deux faces. Quant au péristome, il est dépourvu des entonnoirs septaux qui caractérisent l'article distal ; de sorte que le péristome des Éphyras suivantes n'acquiert sa structure caractéristique qu'après la libération.

Les filaments gastreaux du Scyphistome sont des prolongements des replis gastreaux, tandis que ceux de l'Éphyra sont groupés en faisceau et fixés sur la paroi gastreaux. Cette transformation ne s'achève qu'après la rupture complète des tænioles, rupture que nous allons d'abord examiner en détail.

Nous avons dit déjà que les tænioles, qui relient deux Éphyras successives sont dépourvues de gaine endodermique. C'est à cet endroit que se produit la rupture. Les mouvements de contraction et d'extension du strobile en sont le facteur principal. On observe facilement que la libération d'une Éphyra se produit toujours à la suite d'une contraction du strobile ; la première est rejetée par cette contraction même plus ou moins loin de la souche. D'une façon générale c'est la rupture de la dernière tæniole, qui permet la libération. Les tænioles rompues se rétractent rapidement vers l'ombrelle. Les tronçons qui dépassent librement de la bouche suivante ne tardent pas à se retirer aussi complètement dans la cavité gastrale, en même temps que s'achève la formation du proboscis. Mais, les parties proximales de ces tænioles rompues avant de se retirer complètement dans la cavité gastrale, restent plus ou moins longtemps dans la mésoglée, à la base du proboscis, où se produira une résorption phagocytaire. Dans l'article immédiatement suivant la couronne labiale présente encore les tænioles en voie de rupture, qui traversent toute l'épaisseur de la couronne et se continuent dans la cavité gastrale, toujours avec leur gaine. On a

deux tronçons de tænioles, qui ont, au point de vue de leur transformation, des tendances tout à fait différentes. De la surface de la couronne labiale jusqu'à la paroi gastrale existe une partie des tænioles qui ne se conservera pas et disparaîtra complètement au moment où l'Éphyra se libère ; la partie qui traverse la cavité gastrale est au contraire un segment dont la gaine endodermique se transformera en un faisceau de filaments gastriques de l'Éphyra, tandis que la tæniole elle-même disparaîtra. La formation de ce faisceau est généralement achevée dans une Éphyra encore attachée, au moment de la libération complète de la précédente. Dans la région du proboscis la disparition de la gaine et de la tæniole rompue est rapide ; relativement facile à observer. Quant à la région gastrale de ces mêmes tænioles et de leurs gaines endodermiques elle ne disparaît qu'après la rupture qui les détache de l'article sous-jacent du strobile ou même seulement après la libération de l'éphyra elle-même. La transformation et la disparition de la gaine et de la tæniole sont lentes et beaucoup plus difficiles à étudier ; il est techniquement difficile de réussir une série de coupes dans un strobile en train de se morceler. Heureusement les tænioles ne sont pas toutes coupées simultanément au moment d'un spasme de contraction. Deux ou trois d'entre elles sont rompues prématurément et nous montrent, dans ce cas, les processus qui amènent leur disparition et la transformation de leur gaine endodermique.

Comment se produit la disparition de ces organes au point de vue des phénomènes cytologiques ? Certes il y a une destruction des tissus inutiles, qui gênent la métamorphose des jeunes Éphyras, mais ici la destruction ne correspond pas tout simplement à une dégénérescence des fibres musculaires comme cela se produit à la résorption des tentacules. Il y a ici en plus pendant cette période un phénomène complexe, la phagocytose des fibres musculaires dégénérées.

8. — Histolyse et phagocytose des muscles tæniolaires

Les fibres musculaires d'une tæniole ont toujours une longueur considérable par rapport aux cellules du Scyphistome. L'achèvement de leur disparition totale est particulièrement lente. Mais la destruction et la disparition des tænioles elles-mêmes se produisent assez vite. C'est pour cette raison que les phénomènes d'histolyse et surtout de phagocytose ont souvent échappé à mon observation. Depuis le début de mes recherches, j'avais aperçu, tant dans la mésoglée que dans la cavité gastrale de l'Ephyra formée des cellules libres, dépourvues d'éléments de réserve, mais contenant dans leur protoplasma des enclaves d'aspect particulier. Mais je n'arrivais

pas à les interpréter. Ce n'est qu'après avoir trouvé sur place une série de cellules phagocytaires auprès des muscles dégénérés, que j'ai pu établir une relation entre tous ces phénomènes. Il y a en effet, d'abord une histolyse des fibres tæniolaires en sarcolytes, puis un rassemblement des cellules mésogléennes et endodermiques auprès de la tæniole et une libération des cellules axiales ; enfin une phagocytose des sarcolytes par les cellules immigrées. A partir de ce moment la tæniole est définitivement interrompue. Ces phénomènes se produisent précisément à l'intérieur de la lèvre de l'Éphyra suivante. Nous décrirons successivement tous ces phénomènes.

1° HISTOLYSE ET LA FORMATION DES SARCOLYTES

Lorsqu'une Ephyra est prête à se libérer, on voit dans les lèvres de la suivante les quatre tæniolles qui les traversent manifester un relâchement marqué. Au lieu d'être serrées les unes contre les autres, comme elles l'étaient auparavant, les fibres musculaires de ces tæniolles s'écartent de plus en plus et chacune de ces fibres commence à subir une dégénérescence. On constate d'abord l'apparition dans la fibre de zones hyalines (fig. 43, *a*) séparées par des régions intercalaires (fig. 43, *b*) conservant leur affinité pour la laque de fer. Les zones hyalines sont souvent transversales et au nombre de trois ou quatre suivant la longueur d'une fibre. Dans une fibre plus petite il n'existe qu'une zone claire transversale ou longitudinale. Puis on observe que la membrane de la fibre disparaît. La fibre est alors morcelée en deux ou plusieurs fragments dont l'aspect est toujours fusiforme : ce sont des sarcolytes (fig. 43, *c*). Ils flottent et se dispersent dans la mésoglée. La tæniole est ainsi rapidement désagrégée.

En même temps que les sarcolytes se forment, l'enveloppe endodermique de la tæniole subit une désagrégation considérable. C'est précisément dans la région de la couronne labiale, où la gaine endodermique de la tæniole doit disparaître que cette désagrégation se manifeste. Les cellules endodermiques de la gaine deviennent ainsi libres et se mélangent avec les sarcolytes. C'est dans cette masse que se produit le phénomène de phagocytose.

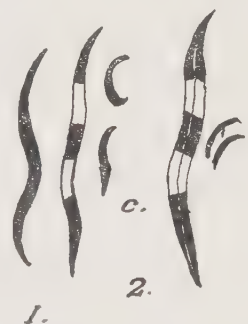


FIG. 43. — Phases successives de la dégénérescence des fibrilles tæniolaires : 1, fibrilles saines ; 2, fibrille cloisonnée par des tronçons clairs ; 3, fibrilles à double ligne de cloisons ; 4, sarcolytes.

2° CELLULES PHAGOCYTAIRES

Ce ne sont pas des cellules spéciales qui sont destinées à phagocyter les fibres musculaires dégénérées, mais des cellules d'origine diverse, libérées ou émigrées dans la mésoglée, c'est-à-dire cellules banales, qui assurent cet office.

Parmi les cellules phagocytaires on doit citer d'abord les cellules endodermiques émigrées (fig. 44, *a*, *b*, *c*). Ce sont des cellules relativement grosses avec un noyau dont le nucléole et la chromatine sont souvent peu distincts.

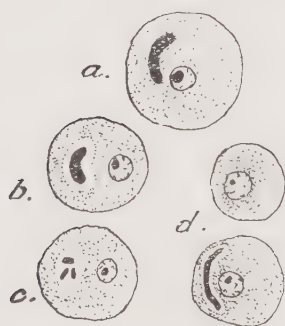


FIG. 44. — Cellules phagocytaires : *a*, *b*, *c*, cellules endodermiques phagocytaires. Cellule mésogléenne phagocytaires ; cellule axillaire du tæniole ; *s*, sarcolytes ; *v*, vacuole.

Elles présentent le plus souvent des enclaves dans leur protoplasma. Elles proviennent de la désagrégation de la gaine tæniolaire. Elles se dispersent auprès de la tænirole désagrégée et englobent les sarcolytes. Grâce à leur taille, elles peuvent absorber les sarcolytes les plus grands, même de petites fibres entières. Elles attaquent toujours les gros sarcolytes. Les cellules libérées par la désagrégation de la gaine endodermique peuvent aussi devenir phagocytaires, mais sont beaucoup moins actives.

Quant aux cellules mésogléennes, qui diffèrent des cellules endodermiques par leur grandeur et leur noyau volumineux sont, elles aussi des phagocytes actifs (fig. 44, *d*) Seules les cellules axillaires (fig. 44, *e*) qui constituent la région centrale de la tænirole n'interviennent pas dans ce phénomène.

Tous ces phagocytes présentent ensuite une digestion intracellulaire. On voit les cellules qui ont englobé un ou plusieurs sarcolytes, manifester successivement trois phases du processus. Au début, leur protoplasma est homogène et baigne directement les sarcolytes (fig. 44, *a*, *s*) ; ensuite, des vacuoles apparaissent autour de ces derniers (fig. 44, *b*, *s* et *v*), qui se morcellent et diminuent ; finalement les phagocytes ne contiennent plus que de volumineuses vacuoles liquides (fig. 44 *c*, *v*). En comparant ces phénomènes à la digestion intracellulaire des particules alimentaires on voit qu'ils ont quelques points d'analogie. La seule différence est que dans la digestion intracellulaire les aliments digérés deviennent finalement des enclaves figurées tandis que les sarcolytes sont toujours liquéfiés. Au point de vue de leur pouvoir digestif dans le processus phagocytaire on constate que les cellules endodermiques sont les plus actives. La diges-

tion des sarcolytes est beaucoup plus lente dans les cellules mésogléennes. Les phagocytes qui ont englobé des sarcolytes se dispersent ensuite rapidement dans la mésoglée (fig. 45, *cl. m*). Sur le lieu où s'est produite la rupture de la tæniole ne restent que des cellules axillaires. Celles-ci reprennent aussitôt l'aspect des cellules ectodermiques ordinaires. Au fur et à mesure que les tænioles se rétractent une partie de ces cellules libres tombent et

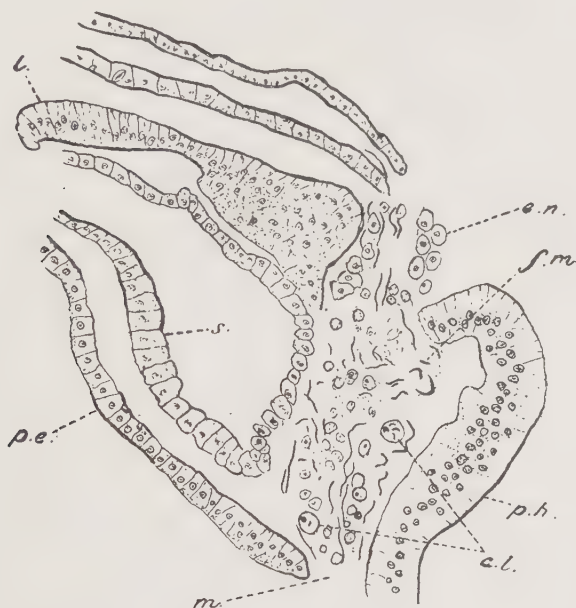


FIG. 45. — Coupe longitudinale de la lèvre d'une éphyra en formation, passant au niveau du tæniole qui est en train de se rompre, pour montrer la désagrégation et la phagocytose de cet organe : *l*, surface de la couronne labiale ; *p*, pharynx ; *e*, ectoderme péristomial ; *r*, paroi endodermique de la cavité gastrale ; *c*, gaine de tæniole ayant subsisté ; *m*, ombrelle de l'éphyra antérieure ; *f*, fibrilles tæniolaires dégénérées ; *h*, cellules phagocytaires.

s'accumulent à l'endroit où se formeront les filaments gastreaux de l'Éphyra (fig. 45, *r*). Elles y jouent probablement un rôle important dans cette formation. Les cellules phagocytaires d'origine endodermique, toujours reconnaissables à leur taille et à l'aspect de leurs noyaux, sont aussi restées dans la même région et participent elles aussi à la formation des filaments gastreaux. Ces phénomènes sont comparables à la dégénérescence des tentacules et à la formation des lobes. Tandis que les cellules mésogléennes n'interviennent point dans la formation des filaments gastreaux et se dispersent dans la mésoglée. Mais elles tapissent soit l'ectoderme, soit l'endoderme.

Par ces phénomènes remarquables d'histolyse, accompagnés d'une phagocytose, les fibres musculaires de la tæniole disparaissent rapidement dans la mésoglée de la lèvre sans laisser aucune trace dans la région où elles étaient. La rupture de la tæniole est ainsi complètement achevée.

Tout ce qui précède est un phénomène particulier, qu'on ne retrouve pas dans les autres phases de l'évolution des Scyphistomes même dans la dégénérescence des tentacules. Si dans cette dernière il ne se produit pas de phagocytose c'est parce que dans les tissus d'un tentacule les cellules ne sont pas aussi spécialisées que celles d'une tæniole. Au surplus les cellules migratrices endodermiques n'arrivent pas à la région où se produit la dégénérescence des tentacules, au début de la strobilation. On peut dire que les éléments cellulaires, provenant de la dégénérescence d'un tentacule, ne sont pas incompatibles avec la reconstitution d'un organe nouveau. N'étant pas trop différenciés ils sont encore capables de redevenir à l'état embryonnaire. La preuve en est que comme nous l'avons signalé dans un autre chapitre un tentacule coupé peut se transformer en un petit Scyphistome. Tandis que les fibres musculaires d'une tæniole sont trop spécialisées pour pouvoir revenir à leur état primitif. Pour cette raison ce sont les seuls éléments qui ne peuvent pas participer à la différenciation du strobile et qui disparaissent comme inutiles. Ils peuvent mécaniquement se désagréger par suite de leur non fonctionnement, mais les petits fragments désagrégés, accumulés en des points importants pour la formation de nouveaux organes, ont besoin d'être détruits. C'est là que la phagocytose est provoquée. Les cellules mésogléennes sans subir aucune différenciation gardent toujours leurs caractères primitifs et sont les premiers éléments capables d'accomplir ce travail destructif. Les cellules endodermiques libérées, non chargées de substances de réserve, peuvent aussi aisément redevenir des cellules actives; elles sont capables aussi de devenir des phagocytes.

Ce mode de destruction des éléments inutiles est remarquable surtout par la présence d'une dégénérescence préalable à la phagocytose. De sorte que les cellules phagocytes n'ont pas à détruire elles-mêmes les muscles; ceux-ci sont d'ailleurs trop grands pour pouvoir être directement englobés tels quels.

9. — Formation des faisceaux de filaments gastreaux chez une Éphyra

Au fur et à mesure que la tæniole diminue de longueur, en se retirant en haut de la cavité gastrale, sa gaine endodermique commence son évolution propre, sans se détruire complètement comme le fait sa partie antérieure. Celle-ci avait traversé la couronne labiale et se détruit d'une façon

que nous avons notée déjà. C'est le point de départ de la formation des faisceaux de filaments gastriques de l'Éphyra. Sur cette gaine existaient auparavant des prolongements grêles, qui prennent une extension considérable, bien plus que celle de leur axe. Plus ce dernier se rétracte vers le proboscis, plus les filaments s'allongent et finissent par devenir un groupement de filaments sans axe directement fixés au plafond de la cavité gastrique (fig. 46). A partir de ce moment chez la première Éphyra n'existent plus, à la surface péristomiale, d'entonnoirs ectodermiques. Entre l'ectoderme et l'endoderme de cette région on ne trouve plus traces des tænioles, si ce n'est quelques phagocytes. Cette transformation des filaments peut

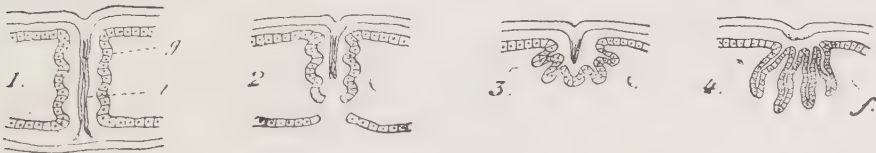


FIG. 46. — Schémas destinés à montrer la disparition des tænioles et la formation des faisceaux des filaments gastriques d'une éphyra : 1, tæniole enveloppé par une gaine endodermique ; 2, rétraction de tæniole et la rupture de sa gaine ; 3, apparition de replis ; 4, formation des filaments ; g, gaine endodermique du tæniole (t) ; f, filaments gastriques qui forment dans l'ensemble un faisceau.

être achevée plus ou moins rapidement suivant le moment de la rupture des tænioles. Toutefois chez une Éphyra qui vient de se libérer il existe au moins deux ou trois groupes de filaments parfaitement formés. Ces groupements de filaments gastriques, situés d'abord au-dessous de la couronne labiale, se déplacent à la suite de l'extension et du développement du péristome, vers le bord de ce dernier. Ils finissent par prendre leurs places définitives ; c'est-à-dire tout au bord de la cavité gastro-vasculaire de l'Éphyra et sont placés interradialement entre deux poches gastrales. Le nombre de filaments dans un faisceau est généralement de quatre.

10. — Organisation et histogénèse chez l'Éphyra

L'Éphyra achevée possède ainsi déjà tous ses organes dès le moment de sa libération. Ces petites Méduses flottent et nagent par suite d'un mouvement de contraction et d'expansion de leur ombrelle et de leurs lobes aliformes. Elles ne peuvent vivre que quelques heures dans les bacs. Malgré tous les soins que j'apportais à assurer leur nourriture et l'aération convenable de l'eau, je n'ai pu parvenir à les conserver vivantes plus longtemps. Elles restaient en vie tout au plus cinq ou six heures. Au bout de ce temps leurs mouvements se ralentissaient sensiblement et elles tombaient fina-

lement au fond des bacs, où elles se désagrégeaient rapidement. Je n'ai donc pu assister à la transformation d'une Éphyra en une Méduse.

L'examen histologique montre que chez l'Éphyra les feuilletts ectodermique et endodermique ne possèdent presque pas de cellules glandulaires. La cavité gastrale est peu profonde (fig. 48) et ses parois endodermiques sont loin d'être aussi différenciées que celles d'un Scyphistome. On n'y observe dans les cellules que très peu de granulations. La mésoglée reste peu visible même dans l'ombrelle ; elle est réduite à une mince lamelle intercalée entre les deux feuilletts. On n'y trouve pas de cellules mésogléennes. Les filaments gastraux sont fins et courts ; ils sont fixés tout en haut de la cavité gastrale, leurs cellules ne présentent pas l'aspect de celles d'un

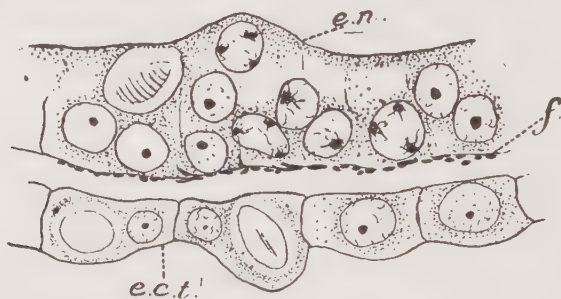


FIG. 47. — Coupe d'un fragment de la paroi cavitaire d'une éphyra : on y remarque un ectoderme mince (*ect.*), un endoderme (*en.*) constitué par un syncytium dont les noyaux sont en division directe. Entre ces deux feuilletts existent des fibrilles sous-épithéliales (*f.*).

filament gastral du Scyphistome, et paraissent peu actives dans la digestion. Au fond de la cavité (sommet de l'ombrelle) on voit des cellules qui constituent la paroi endodermique et n'ont pas encore acquis l'aspect essentiel d'un endoderme caractérisé (fig. 47 *en.*). Au lieu d'être longues, elles sont toutes aplaties et plus ou moins cubiques. Toutes ces cellules ont un protoplasma peu abondant ; un noyau relativement gros, toujours au centre de la cellule. Ces noyaux sont en division directe active. Il n'est pas rare d'observer qu'une même cellule en possède deux ou trois. Dans la région pharyngienne, la différenciation des cellules labiales est aussi peu avancée ; elles sont cubiques, au lieu d'être palissadiques. Leurs noyaux présentent encore une forme ronde ordinaire ; et on y distingue bien les chromatines. Quant aux cellules ectodermiques elles sont généralement cubiques, tant dans la région sous-ombrellaire que dans la région ombrellaire ; parfois elles sont minces ; chacune d'elles possède un noyau énorme. Les nématocystes y sont nombreux surtout sur les lobules.

Tout ce qui précède nous permet de considérer que les cellules d'une Éphyra se présentent nettement comme des cellules embryonnaires. La différenciation fonctionnelle des divers organes vient à peine de commencer. Il n'y a pas de différenciation histologiques d'organes génitaux dans les régions où ils prendront naissance ; ils n'y sont représentés que par des dépressions légères. Les substances de réserve que possède une Ephyra, sont loin d'être comparables à celles d'une Planula, ou d'un bourgeon. Les cellules vacuolaires, les cellules glandulaires ou sécrétrices sont aussi très rares. Tout cela explique pourquoi jusqu'à présent on n'est pas arrivé

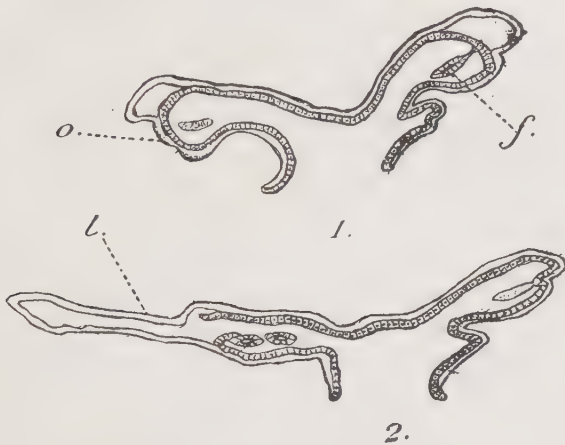


FIG. 48. — Coupes longitudinales des éphyras libérées : 1, coupe passant par la ligne interlobulaire ; 2, coupe passant sur un lobe ; *f*, filament gastrale ; *o*, organe sensoriel ; *l*, lobe.

dans les élevages à conduire artificiellement une Éphyra à l'état de Méduse parfaite.

La strobilation prend fin quand le dernier article est libéré. Il reste à ce moment la souche et un dernier étranglement, qui comprend un grand et un petit anneau. Ce dernier avait été, comme ses prédécesseurs, coupé et évasé vers l'extérieur ; il deviendra la nouvelle couronne labiale de la souche. Quant au bord du grand anneau au lieu de développer des lobules, il ne tarde pas à produire des prolongements, au nombre de huit, puis bientôt après huit autres prolongements secondaires en alternance avec les premiers. Ce seront les tentacules de la souche. Tous ces faits sont identiques à ceux que PERCEVAL a décrits chez l'*Aurélia aurita*. La souche d'un strobile reprend ainsi l'aspect du Scyphistome primitif. Mais c'est un Scyphistome court, ramassé sur lui-même, en forme de cloche. Il est dépourvu généralement de l'éphyrulum. HÉROUARD a cependant signalé la

possibilité exceptionnelle d'une seconde strobilation chez le même individu dans la même saison. Nous avons constaté que chez un Scyphistome ayant strobilé la paroi de la cavité gastrale est pauvre en cellules glandulaires. De plus au fond de la cavité, il reste encore beaucoup de places vides (pl. V, fig. 6), traces des cellules glandulaires ou cnidogènes qui ont émigré dans le strobile. Pour cette raison la reconstitution de sa paroi cavitaire est lente et précaire ; c'est pourquoi un individu n'est que rarement capable de strobiler une seconde fois dans la même saison.

11. — Résumé et conclusions

Les résultats précédents peuvent se résumer de la façon suivante.

1° Le premier indice de la strobilation est l'allongement démesuré de l'éphyrum et une teinte très opaque de ce dernier. Le Scyphistome est alors riche en substances de réserve, de sorte que le corps ne peut pas se contracter à la suite d'une irritation extérieure.

2° Le commencement de la strobilation est marqué par l'apparition d'étranglements caractéristiques sur tout le long de l'éphyrum. Leur nombre est de 4 à 16. Ils sont d'abord tous égaux, puis séparés par des étranglements secondaires qui sont beaucoup plus petits que les premiers. Ils constituent ainsi alternativement un grand et un petit anneau. Un petit anneau en haut et un grand en bas correspondent ensemble à une future Éphyra.

3° Les tentacules du Scyphistome strobilé disparaissent avant la formation même du premier article. La disparition se produit à la suite d'une dégénérescence des cellules tentaculaires, qui se libèrent, tombent et s'accumulent à la base des tentacules. Le fouet des tentacules est réduit à néant ; le manche se transforme à son tour en un mamelon. C'est sur les deux côtés de ce dernier, que se forment les lobes de la première Éphyra aux dépens des cellules accumulées dans cette région. Les lobes des articles suivants se forment d'une façon plus simple, et notamment par un développement direct du bord du grand anneau, aux dépens de cellules immigrées qui se sont accumulées d'avance dans cette région.

4° La formation de la couronne labiale chez les Éphyras suivantes est liée à l'évolution du petit anneau, dont l'endoderme accomplit un développement rapide ; pousse ainsi le bord de l'anneau vers l'extérieur et finalement provoque une rupture dans cette zone. La face supérieure du petit anneau est séparée ainsi en deux parties circulaires : une située en haut s'attache directement à la face inférieure du grand anneau précédent ; une autre en bas forme momentanément un bord enroulé

vers l'intérieur du petit anneau. La première se contracte de plus en plus jusqu'à la fermeture complète de l'orifice polaire du grand anneau et forme ainsi le fond de la cavité gastrale de la future Éphyra. La seconde au contraire, s'évase peu à peu vers l'extérieur et constitue la couronne labiale de l'Éphyra suivante.

La couronne labiale et le pharynx sont exclusivement endodermiques.

5° Sur chaque lobe se produit, au delà de la gouttière gastrale, un renflement, qui sera l'organe sensoriel ; il est formé par l'ectoderme à cellules palissadiques et dépourvu de cellules pigmentaires et de fibrilles nerveuses.

6° Les cloisons de la cavité gastrale, formées par des replis endodermiques, se réduisent sous l'influence de l'extension de la cavité, à 4 colonnes endodermiques, dans lesquelles sont enveloppées les tænioles.

7° La rupture des tænioles a lieu dans la couronne labiale entre l'ectoderme et l'endoderme. Les quatre tænioles ne se rompent pas en même temps ; il y en a une ou deux qui persistent jusqu'au moment de la libération de l'Éphyra.

8° La rupture d'une tæniole se subdivise en trois phases successives de dégénérescence : la première est la désagrégation de la tæniole en plusieurs fibres musculaires ; puis chacune de ces dernières se divise en deux ou plusieurs sarcolytes ; enfin les sarcolytes sont phagocytés par des cellules d'origine endodermique ou mésogléenne.

9° Les faisceaux de filaments gastraux d'un Éphyra se forment aux dépens de la gaine endodermique d'une tæniole. Celle-ci se rétracte vers le haut, après la rupture de la tæniole, puis se plisse en plusieurs mamelons. Les prolongements de ces derniers deviennent chacun un filaments gastral de l'Éphyra.

10° Les tissus et les cellules d'une Éphyra se présentent nettement sous un aspect embryonnaire. Dans la cavité gastrale n'existe pas de différenciation nette entre une région vasculaire et une région glandulaire. Il y a peu de matières de réserve dans les cellules. Les cellules ectodermiques sont cubiques avec un noyau gros comme celui des cellules endodermiques. On ne voit pas de cellules caractéristiques dans la région pharyngienne. Il existe, à la surface sous-ombrelle 4 ébauches des sacs génitaux, sous forme de dépressions, mais sans initiales génitales reconnaissables. La mésoglé, étirée entre les deux feuillets, est peu développée et se présente comme une lame mince.

11° La souche d'un Scyphistome strobilé réacquiert, après la libération de la dernière Éphyra, la couronne labiale et les tentacules d'un Scyphistome, à la suite d'un travail de reformation du petit et du grand anneau des plans basilaires.

La strobilation du Scyphistome est un phénomène remarquable tant au point de vue histologique qu'au point de vue ontogénique. Par les processus, qui peuvent être subdivisés en trois phases successives : histogénèse, histolyse et phagocytose, il se rapproche beaucoup de ce qu'on observe dans les phénomènes de métamorphose. Mais ici la transformation n'est pas totale, la souche du strobile subsiste. Un individu donne naissance, par une régénération spéciale, à la fois à plusieurs individus. Ce fait peut être comparé avec un bourgeonnement d'un type très particulier. Sans entrer dans les détails on peut dire que la strobilation est un bourgeonnement qui donne, après une longue préparation nutritive, à la fois plusieurs bourgeons au lieu de les produire successivement comme dans le bourgeonnement proprement dit. Cette considération est d'autant plus acceptable, que la strobilation peut être remplacée pendant l'hiver par le bourgeonnement à la suite de la non réalisation des conditions nécessaires (TCHÉOU-TAI-CHUIN, 1928 a).

Mais le bourgeonnement donne avant tout des individus absolument analogues à la mère, tandis que les Éphyras sont en tous points différentes du Scyphistome, représentent une forme indépendante du polype et occupent une place spéciale dans le cycle évolutif. Les Ephyras deviendront ensuite sexuées ; leur rôle est de donner par un processus sexuel de nombreux Polypes par l'intermédiaire des œufs. Quelles que soient la taille et la vie indépendante d'une Méduse on peut la considérer comme une partie du Polype. Un Polype à l'état de maturité donne naissance à des organes sexuels ; au lieu de les renfermer dans son corps il les libère par la multiplication des individus. Ces organes isolés libérés grâce à la vie pélagique, peuvent atteindre une taille considérable, et consacrent toutes leurs forces vitales à la réalisation d'une fécondité très grande. Un Polype strobilé est, pour cette raison un individu qui a atteint la maturité. Cette maturité est saisonnière, et diffère nettement d'une métamorphose totale. L'hermaphrodisme successif présenté par les Méduses *Chrysaora* est encore un argument de plus en faveur de cette façon de voir. Le Polype provenant directement de l'œuf, capable de vivre longtemps et de donner naissance aux individus semblables à lui-même par les divers processus asexués, ne doit être considéré ni comme un stade larvaire (Ch. PÉREZ, 1922), ni comme une phase indépendante de la Méduse. C'est en réalité le véritable adulte, qui donne naissance chaque hiver par un processus de régénération à des organes spéciaux en vue de l'accomplissement d'une reproduction sexuelle. Le Polype et le strobile réunis constituent à chaque saison un individu mûr et qui par conséquent est sexué. Pour cette raison nous considérons la strobilation non comme une phase distincte dans le cycle évolutif mais comme une simple formation des organes sexuels. Les strobiles, les Éphyras et les Méduses

se comportent non de la façon des individus adultes comme on les considère généralement, mais plutôt comme des organes sexuels isolément libérés, capables de vivre indépendants. Leur place dans le cycle évolutif est pour ainsi dire comparable aux prothalles de certains Cryptogames vasculaires. Quant à la forme Polype, qui subsiste toujours après chaque strobilation, elle est, dans ce sens, le véritable individu qui peut donner soit une multiplication asexuée soit une reproduction sexuelle. Mais il n'y a jamais de transformation totale comme cela se produit dans la métamorphose des autres animaux.

VII. — KYSTES PÉDIEUX

1. — Historique

La plupart des Scyphistomés âgés ont sous leur disque pédieux, un ou plusieurs kystes. Ces derniers ont été découverts par HÉROUARD en 1906. En examinant les Scyphistomes placés sur les glaces verticales d'un bac de Roscoff, il vit de petits disques d'aspect chitineux, tantôt accolés les uns aux autres, tantôt restés indépendants et qui semblaient pouvoir représenter les volva péridermiques, signalés déjà par HYDE (1894) et par FRIEDMANN (1902). Ce dernier signala avoir vu se former une fois une cupule péridermique d'une étendue extraordinaire, ayant la forme d'un plateau retourné et contenant dans son intérieur une portion du corps ; mais il se borna à mentionner cette observation sans faire aucune remarque sur sa signification.

En 1907 HÉROUARD s'attendait à assister à l'éclosion normale de son contenu. Il vit que depuis l'année précédente les derniers kystes formés étaient devenus opaques et que certains présentaient une ouverture béante, mais il ne put savoir si ces orifices étaient le résultat de la déhiscence normale du kyste ou bien celui d'une malformation. Malgré cela il ne put assister à la sortie normale de la masse interne. Mais ayant ouvert artificiellement un kyste, il vit cette masse sortir et se condenser en boule ayant environ 1 millimètre et au bout de quinze jours commença à se former un petit Scyphistome.

En 1908 HADZI a signalé qu'il rencontra des kystes analogues chez des polypes de *Chrysaora* venus de Trieste.

En continuant ses observations HÉROUARD a signalé, après avoir fait des coupes sur les Scyphistomes en voie de formation de statoblaste, que les cellules migratrices s'accumulaient au voisinage du pied pour former un statoblaste, fait rappelant ainsi ce que l'on connaît dans la formation de l'œuf chez quelques Cœlentérés. En s'appuyant sur le fait précédent il constata que le Scyphistome n'est pas une forme larvaire d'un *Chrysaora*, ainsi qu'il l'avait d'abord supposé, mais une forme nouvelle présentant la constitution d'un Scyphistome ordinaire privé de l'éphyration. Il lui donna le nom de *Tæniolhydra roscoffensis* (1908).

Il établit, l'année suivante, l'ordre de succession des phénomènes du cycle *Tæniolhydra*. Ce mot ayant l'avantage de rappeler l'historique de la

question et d'indiquer par son étymologie les particularités qui s'y rapportent.

HADZI, ignorant toutes les notes que HÉROUARD a publiées pendant trois ans, considérait que le kyste n'est qu'une régression du Scyphopolype. Mais les faits qu'il a décrits sont les mêmes. Il n'est donc pas douteux que cette formation chez la *Chrysaora* de Trieste représentait ce qu'HÉROUARD avait décrit comme statoblaste chez *Chrysaora* de Roscoff (1907). Malgré cela, l'opinion de HADZI en ce qui concerne le contenu du kyste, était totalement différente de celle de HÉROUARD, car HADZI dit : « Il représente une couche arrondie de coenosarque entourée d'une enveloppe de chitine brun jaunâtre et « nous pouvons dire que c'est une masse en kyste de coenosarque ressemblant à une petite patelle » et encore « que devient plus tard le morceau de coenosarque en kyste ? je ne puis le dire parce que jusqu'à présent je n'ai pu apercevoir aucun changement ». HADZI avait donc sur le contenu du kyste les mêmes opinions que FRIEDMANN.

En 1910, au congrès de Gratz, HADZI donne une description de la formation externe des Podokystes conforme à celle que HÉROUARD avait donnée en 1907 ; mais le fait important que HÉROUARD avait signalé d'un rassemblement des cellules intramésoglénnes destiné à la formation du kyste n'avait pas encore attiré son attention, car ce n'est qu'après avoir lu dans le « Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgech ». de KORSCHULT et HEIDER le résumé des observations de HÉROUARD qu'il en eut connaissance.

Mais HADZI a donné plus tard (1912) quelques indications intéressantes qui sont les suivantes. Le premier indice de la formation du kyste est l'apparition de formations vitellines dans les cellules endodermiques et ectodermiques du pied et rassemblement en grand nombre de cellules mésenchymateuses. Par l'orifice du kyste en formation pénètrent des cellules chargées de granulations et cet orifice se forme par l'activité de cellules émigrées du pourtour du pied. Quand le kyste est achevé le Scyphopolype présente une sole pédieuse formée d'une seule rangée de cellules. Tandis que le bord de la sole paraît épaissi et contient du matériel pour le kyste futur. La forme du kyste pédieux est irrégulière, parce qu'elle dépend de l'étendue et de la forme de la sole pédieuse ; quand le kyste est achevé les cellules sont accolées à la membrane chitineuse et forment en général une seule couche. Ces cellules contiennent des sphérules de matière de réserve, elles forment des pyramides vitellines et il n'y a plus trace de lumière centrale. Il n'est pas rare de trouver des cnidoblastes dans le kyste ; chez le kyste achevé depuis longtemps on en trouve au milieu de la matière de réserve fluide centrale. Si l'on fait sortir le contenu d'un Podokyste il sort une masse cellulaire ciliée, qui nage tournant pendant longtemps. Pendant tout le temps de la formation du kyste la lame mésoglénne de la sole pédieuse

subsiste ; quelques cellules migratrices la traversent de l'endoderme vers l'ectoderme. La matière de réserve formée arrive à l'état fluide dans l'ectoderme pour s'y transformer. Quand on blesse un kyste en formation il en sort des sphères vitellines. Ces cellules mésenchymateuses et aussi les cellules ectodermiques prennent part à la formation du kyste ; seul l'endoderme n'est pas intéressé, il ne sert qu'à fournir la matière de réserve. L'épithélium maternel contenu dans le kyste y subit une transformation ; ses cellules deviennent embryonnaires. Quelquefois la lame mésogléeenne pédieuse est percée d'un orifice dans sa partie médiane faisant communiquer la cavité gastrale avec l'intérieur du kyste avant qu'il ne soit clos. Tels sont les faits dans l'ordre où HADZI les indique.

HÉROUARD n'a pas trouvé l'épithélium tel que le décrit HADZI. Il n'a pas pu suivre les processus suivant lesquels les cellules mésenchymateuses se transforment pour former cette masse vitelline. Mais il a observé le fait important (1912) suivant : un kyste est une masse granuleuse avec un noyau achromatique présentant un petit nucléole et contenant d'une part des sphères vitellines libres tandis que d'autre part elle est en rapport de continuité avec des cellules vitellines périphériques ouvertes et dont les sphères vitellines paraissaient être accaparées par cette masse. Cet aspect ressemble à s'y méprendre à un œuf de cœlentère, mais, le noyau mis à part, cet ensemble ressemble aussi à une substance s'écoulant des cellules vitellines.

HÉROUARD a signalé aussi que, quoi qu'en dise HADZI, le kyste a une véritable cavité centrale et présente par suite la forme d'une cœloblastula formée des cellules remplies de sphérules vitellines à aspect embryonnaire et dont les noyaux sont difficiles à reconnaître, si ce n'est dans celles qui occupent le sommet du kyste.

A côté de cet ensemble de faits vient se placer une constatation importante de HADZI : il a vu s'échapper du kyste un embryon cilié qui nageait en tournoyant dans le milieu ambiant. C'est là un caractère larvaire qui semble donner raison à l'hypothèse d'un œuf. Mais HÉROUARD n'a jamais vu normalement ou expérimentalement la sortie d'une larve ciliée. Il a signalé d'ailleurs en 1911, une observation faite sur des kystes ayant une existence contrôlée de trois années ; malgré ce grand laps de temps qui laisse supposer que les transformations qui doivent avoir lieu à l'intérieur du kyste étaient achevées, le kyste ne donna pas une larve ciliée mais un petit Scyphistome qui se développa sur le kyste même, comme dans les expériences d'ouverture provoquée qu'il avait faites en 1907.

En résumé, ce qu'on peut affirmer jusqu'ici, après les travaux de HÉROUARD et de HADZI, c'est que tout d'abord, les kystes pédieux du Scyphistome de *Chrysaora* ne représentent vraisemblablement pas une partie

de son corps renfermée telle quelle dans le kyste. La formation de ce kyste est due à l'œuvre de l'ectoderme et de mésoglées ; l'endoderme n'intervenant pas. Le contenu du kyste est très caractéristique : c'est une cœloblastula dont les cellules sont bourrées de grains vitellins. En outre cette cœloblastula à un moment donné peut se transformer soit directement (HÉROUARD), soit par l'intermédiaire d'un stade de larve ciliée en un petit Scyphistome. Un fait remarquable décrit par HÉROUARD est qu'au milieu de la cavité centrale il existe un noyau qui phagocyte les cellules vitellines. Mais on ne sait pas précisément encore comment se forment les cellules de la cœloblastula ; est-elle primitive ou secondaire ? Il est vrai que l'étude histologique est particulièrement difficile à cause de la résistance de la paroi kystique et de la lenteur de formation et d'évolution de son contenu. Arrivés à ce point nous sommes amenés à faire des hypothèses pour expliquer tous ces faits. Il s'agit de savoir si ces kystes représentent des statoblastes (HÉROUARD, 1907, HADZI 1912) ou des œufs pathénogénétiques (HÉROUARD, 1911). Sans prétendre à donner une réponse à toutes ces questions j'ai néanmoins essayé d'examiner une fois de plus ces faits intéressants. Qu'il me soit permis de préciser quelques considérations, qui jusqu'ici sont restées discutées. Je n'ai pas eu malheureusement assez de temps pour faire une expérience complète ; et ceci non seulement parce que le temps nécessaire est trop long (trois ans au moins selon HÉROUARD), mais encore parce que le matériel est relativement rare. Quoi qu'il en soit, il me semble qu'il n'est pas inutile de décrire les faits que j'ai pu observer et les expériences que j'ai pu faire et d'essayer d'en tirer une conclusion personnelle.

2. — Observation à l'état vivant

Depuis le mois d'août 1927, j'ai pu établir un plan d'étude sur le kyste du Scyphistome de *Chrysaora*. J'ai récolté dans les bacs de la Station biologique de Roscoff environ cent cinquante Scyphistomes, plusieurs ayant sous leur disque pédieux un ou plusieurs kystes, formés ou en train de se former. C'est sur ces kystes que j'ai fait plusieurs observations, qui me permirent d'assister aux phénomènes que HÉROUARD et HADZI ont décrits, sauf à l'éclosion naturelle. J'ai tenté de rechercher aussi les divers stades évolutifs, qui s'accomplissent à l'intérieur des kystes. Mais comme je n'ai pas pu préciser leur date de formation je n'ai pu avoir une certitude sur la succession des stades. En examinant plusieurs, je vis sortir de leurs cavités soit une petite masse protoplasmique translucide (fig. 49, *m. p.*), qui se ramassait en boule, soit une masse opaque facile à disperser en une masse confuse, qui était visiblement constituée par des sphérules vitellines. Malgré

les opérations répétées dans ce sens sur des kystes de grandeur différente, les résultats ne sont jamais les mêmes.

Le 24 octobre 1927, en ouvrant un kyste, j'ai vu sortir un embryon cilié. Il nagea rapidement, dans la goutte d'eau de mer sur la lame de verre en faisant des mouvements tourbillonnaires. Sa forme ressemblait beaucoup à celle d'une Planula, mais elle était un peu plus effilée. Il mesurait 650 μ de longueur. Pendant que j'essayais de le conserver il nagea lentement,



FIG. 49. — Kyste pédicéux ouvert expérimentalement : *f*, face interne de la paroi kystique ; *m*, masse cytoplasmique translucide sortant du kyste.

puis resta immobile. Je pus constater sur ce petit embryon des cils vibratiles très nets et tout à fait comparables à ceux d'une Planula. Ce n'est que dix minutes plus tard, que ce petit embryon immobile commença à se désagréger avec une rapidité surprenante. Ce que je pus faire dans ces conditions, tout à fait inattendues, fut de pratiquer un frottis sur cette même lame. En examinant la préparation j'ai pu constater que les cellules de ce petit embryon avaient sensiblement moins de sphérules vitellines qu'on n'en trouve d'habitude chez un kyste âgé. On n'y trouve plus de masse protoplasmique transparente, comme dans un kyste plus jeune. Il possédait en outre des nématocystes adultes sur toute la surface de son

corps. Puisque la désagrégation de ce petit embryon était très rapide, il m'a paru qu'il ne possédait pas encore la structure d'une Planula. On se demande s'il n'était pas tout simplement une gastrula. Malheureusement c'était un kyste, dont je n'ai pas pu noter la date de formation. Il semble d'ailleurs qu'il était formé déjà bien longtemps avant mon observation. On ne peut non seulement préciser le moment où l'éclosion se réalise, mais encore on ignore à quel moment le contenu d'un kyste va commencer à se développer en un petit Scyphistome. Après l'opération, qui me permit de voir l'apparition du petit embryon cilié, j'ai refait vingt-six opérations semblables sur des kystes qui avaient une apparence identique à celle du précédent, mais à aucun moment je n'ai vu le phénomène se produire. Cela signifie que les processus préparatoires à la libération de la masse interne d'un kyste occupent un temps relativement court et que la durée du stade embryon cilié est encore plus courte. Il est évident que pour avoir une conception complète de son développement, il faudrait connaître exactement le commencement de l'activité de ses cellules initiales, les conditions qui le déterminent et les indices extérieurs de cette évolution. Jusqu'ici on peut admettre que la vie du kyste comprend trois périodes différentes : d'abord la formation des cellules initiales ; puis la vie ralentie et enfin le développement des cellules initiales. Mais en ce qui concerne cette dernière période nos connaissances sont encore très incomplètes.

Les Scyphistomes qu'on m'avait envoyés en 1927, étaient encore plus riches en kystes, et c'est sur eux que j'ai pu faire mon étude. Parmi ceux-ci, j'ai choisi dix-neuf Scyphistomes, qui avaient l'air de former des kystes sous leurs disques pédieux et étaient bien fixés sur les lames. Dès que les indices de formation des kystes apparaissaient, je notais le moment précis et séparais les Scyphistomes ainsi marqués dans un autre bac spécialement disposé pour que l'observation soit plus facile. Pendant un mois j'ai obtenu dix Scyphistomes, qui avaient tous un jeune kyste au moins sous leur disque pédieux. Avec ces derniers j'ai pu faire deux groupes d'observations : l'un sur la formation des kystes, l'autre sur les kystes déjà formés. Dans la première partie de cette recherche j'ai fait des coupes sur quatre kystes à des intervalles d'une semaine environ, pour préciser le rôle des cellules ectodermiques et mésogléennes dans la formation des kystes. Dans la deuxième j'ai pratiqué des coupes dans les kystes déjà bien formés, de mois en mois pour savoir ce qui se passe à l'intérieur du kyste pendant la période de la vie ralentie et du développement des cellules initiales. Malgré les difficultés qui se présentèrent fréquemment au cours des opérations histologiques, j'ai réussi quelques coupes, qui me paraissent intéressantes. Dans mon exposé je vais suivre l'ordre naturel de la formation du kyste.

3. — Formation de la paroi chitineuse du kyste

Nous avons vu plus haut, dans le chapitre II, que les cellules ectodermiques, surtout celles qui sont situées aux environs du kyste pédieux, ont pour rôle de sécréter une substance spéciale, qui permet aux Scyphistomes de former leurs tonofibrilles et les grains chitineux. Cette dernière joue dans la fixation du Scyphistome sur le substratum un rôle important que HÉROUARD a bien étudié en 1911. C'est cette même substance sécrétée, qui forme la paroi du kyste. Mais il y a une différence assez marquée, dans la formation de la paroi du kyste, entre les grains chitineux et les tonofibrilles. Les premiers sont situés généralement sur les côtés extérieurs

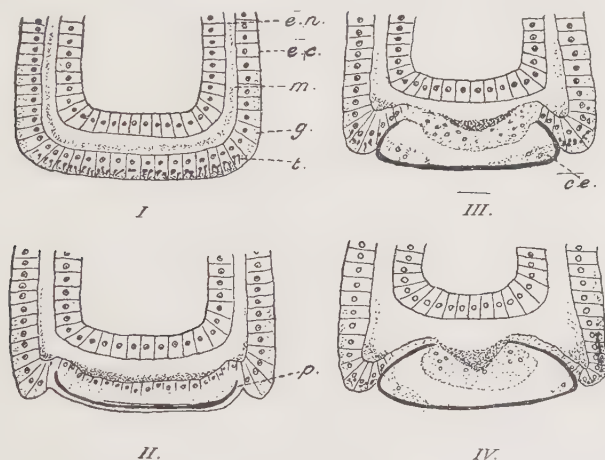


FIG. 50. — Schémas destinés à montrer les phases successives de la formation d'un kyste pédieux : I, les grains chitineux et les tonofibrilles commencent à s'agglomérer pour former la paroi chitineuse du kyste ; II, la paroi inférieure est formée ; III, entrée des cellules ectodermiques et mésoglées dans la paroi où s'est déposée préalablement une partie des cellules ectodermiques ; IV, même phase plus avancée : *e, n*, endoderme ; *e, c*, ectoderme ; *m*, mésoglée ; *g*, grains chitineux ; *t*, tonofibrilles ; *p*, paroi chitineuse du kyste ; *c, e*, masse ectodermique.

de la cellule, c'est-à-dire au-dessous de la membrane cellulaire, qui va toucher le substratum et formeront la lame chitineuse ; les dernières sont au contraire souvent ramassées sur les côtés intérieurs ou au milieu de la cellule ectodermique, qui les sécrète et adhèrent à la lame chitineuse. On voit, tout d'abord tous les grains chitineux, atteignant certaines dimensions et plus grandes que celles des grains sécrétés, forment les agrégats. Ceux-ci

se transforment ensuite en fibrilles et se soudent entre elles pour former une couche chitineuse intraépidermique (fig. 50, 1 et 2). Ces fibrilles sont d'abord intracellulaires ; comme la sole pédieuse est circulaire ces fibrilles sont toujours concentriques. On constate souvent que les cellules épidermiques destinées à former ces fibrilles ont un protoplasma gélifié en entier, qui forme une fibrille énorme. Celle-ci, une fois formée, la déborde complètement ; il en est d'ailleurs de même dans le cas des tonofibrilles. Une fois soudées les fibrilles forment ainsi la paroi inférieure du kyste. On voit à ce moment sur le pourtour du disque pédieux les cellules ectodermiques former à leur tour des fibrilles, qui se collent et se juxtaposent au bord du disque déjà formé. C'est le début de la paroi supérieure du kyste. Plus ces zones concentriques s'accroissent, plus les cellules ectodermiques, situées auparavant sur le bord du disque basilaire remontent, laissant ainsi au-dessous d'elles une fente entre le disque et l'ectoderme. La paroi qu'elles secrètent continu à exister (fig. 50, 2 et 3).

4. — Entrée des cellules ectodermiques et mésogléennes dans le kyste

Lorsque cette partie circulaire se resserre peu à peu, elle laisse en haut un orifice largement ouvert ; en dedans existe déjà une cavité vide ; au-dessus se trouve l'ectoderme soulevé par la paroi supérieure. Mais l'ectoderme, qui se trouve juste au-dessus de cet orifice, reste sans soutien et s'enfonce mécaniquement dans la cavité vide. Les cellules mésogléennes, rassemblées jusque là sur la lame mésogléenne, descendent peu à peu dans le kyste et sont refoulées par l'ectoderme ou plus exactement par un groupe de cellules ectodermiques situées au-dessus de l'orifice kystique, par une pression venant de tous les côtés de la sole pédieuse. C'est par la même opération que l'ectoderme et les cellules mésogléennes remplissent le kyste vide (fig. 50, IV et pl. V, fig. 8). Dans une coupe faite douze ou quinze jours après la formation du kyste, on saisit le moment où les cellules mésogléennes entrent dans le kyste, accompagnées toujours d'un groupe de cellules ectodermiques, chargées de sphérules vitellines, et tapissent la paroi intérieure du kyste. Les cellules mésogléennes entrées restent au milieu et forment la partie centrale avec la substance mésogléenne fluide. On constate souvent dans les kystes achevés l'existence dans l'intérieur d'un ou de deux espaces vides, qui sont situés tantôt au sommet, tantôt sur les côtés. Ce sont des reliquats d'espace où la cavité persiste après l'envahissement des cellules ectodermiques et mésogléennes. Mais au contraire quand le kyste est vieux, c'est-à-dire quand il possède à son intérieur les

pyramides vitellines caractéristiques, il est complètement rempli par elles. Ce changement nous permet de comprendre qu'il n'est nullement besoin, au début de la pénétration des cellules ectodermiques et mésogléennes, que la cavité soit complètement obturée puisque ce sont ces cellules mêmes qui vont, par des transformations spéciales à la fois augmenter la quantité des sphérules vitellines et remplir le kyste. C'est pourquoi on constate souvent que les kystes qui viennent de se former sont à moitié vides. Plus l'orifice de la paroi du kyste est réduit, plus les cellules entrent lentement.

5. — Fermeture du kyste

Lorsque l'orifice de la paroi du kyste va disparaître par l'accrolement de fibrilles contenues dans les cellules ectodermiques, rassemblées sur les côtés de celui-ci, la mésoglée cesse sa pénétration et s'accumule dans les environs. La fermeture du kyste est relativement lente et précaire. Elle est réalisée soit par les cellules ectodermiques, qui se trouvent en dehors, juste au-dessus de l'orifice, soit par celles déjà entrées et ceci dans les mêmes conditions. On remarque en outre qu'à l'intérieur du kyste les cellules ectodermiques possèdent d'abord les inclusions les plus diverses : grains chitineux ou fibrilles, enclaves cytoplasmiques et nématocystes. Les premiers restent au pourtour de la cœloblastula et se trouvent souvent en contact avec la paroi intérieure du kyste. Ils se soudent entre eux et s'appliquent à la paroi intérieure du kyste, de sorte que celle-ci s'épaissit de plus en plus. Cela explique pourquoi, sur les coupes, les kystes, achevés depuis longtemps, ont des parois toujours beaucoup plus épaisses que les plus jeunes. Les enclaves cytoplasmiques enfermées dans le kyste ont d'abord les formes les plus diverses et des colorabilités sensiblement différentes, puis elles se transforment en sphérules vitellines homogènes qui finissent par bourrer toute la cellule et lui donnent un aspect caractéristique. Ces cellules, une fois bourrées par les sphérules vitellines, ne contiennent plus dans leur cytoplasma de grains ni de fibrilles chitineuses. La paroi du kyste n'augmente plus pour ainsi dire d'épaisseur.

6. — Dégénérescence des nématocystes dans le kyste

Les nématocystes dont HADZI a constaté la rareté, se présentent exclusivement dans les kystes les plus jeunes avec leur forme habituelle. J'ai eu l'occasion dans les coupes d'un kyste en voie de formation de suivre de près leur dégénérescence. Ce sont des nématocystes adultes à axe.

Après avoir été englobés, ils perdent rapidement d'abord leur axe, mais laissent voir encore leur filament bien que ce dernier soit une partie continuant cet axe, puis se présentent finalement comme une simple coque cnidogène. Ces coques cnidogènes se mélangent avec les sphérules vitellines et y persistent assez longtemps. Plus tard on ne trouve plus que quelques coques de nématocyste crevées qui finissent par disparaître. Dans la céloblastula qui a complètement achevé sa transformation on constate l'absence absolue de nématocystes de tous les stades dégénérés ; tout au plus trouve-t-on au milieu dans la réserve fluide quelques rares traces de nématocystes dégénérés.

7. — Rôles des cellules mésogléennes dans la formation du kyste

En ce qui concerne les cellules mésogléennes, mes observations pas plus que celles de HADZI et de HÉROUARD, n'ont pénétré dans le détail des phénomènes de phagocytose. En entrant dans le kyste les cellules mésogléennes sont bien nombreuses ; mais une fois enfermées et noyées dans les réserves fluides elles sont difficiles à observer, car elles restent rarement au milieu de ces substances écoulées. Quoi qu'il en soit je trouve, dans une de mes coupes, deux noyaux achromatiques présentant un petit nucléole restant au milieu d'un kyste jeune, mais déjà formé, puisqu'on y trouve encore des nématocystes (pl. V, fig. 10). C'est d'ailleurs un fait relativement rare puisque d'une façon générale les cellules mésogléennes enfermées restent souvent en contact avec les cellules ectodermiques et non pas suspendues dans la réserve fluide. Après avoir observé plusieurs coupes de kystes âgés je puis dire qu'il y a vraisemblablement une réduction du nombre des cellules mésogléennes, parce que ces dernières au moment où elles s'accumulaient du côté de l'ectoderme sont toujours nombreuses (parfois une vingtaine au moins). Bien qu'elles ne soient pas entrées toutes dans le kyste on peut constater qu'elles y sont encore assez nombreuses. Ce n'est qu'après avoir été emprisonnées que leur nombre diminue à mesure que le kyste se développe. Malgré toute l'attention que j'ai apportée à cette étude je n'ai pas pu démêler ni sur les coupes ni sur le kyste ouvert expérimentalement la façon dont ces cellules diminuent. On ne sait pas non plus à quel moment la dernière cellule est définitivement formée. Toutefois un fait que j'ai observé trois fois sur le contenu des kystes ouverts expérimentalement mérite d'être signalé : dans les substances fluides mélangées de quelques nématocystes qui ont déjà perdu leur axe, on trouve une cellule énorme dix fois plus grande que les sphérules vitellines moyennes et deux

ou trois fois plus grande qu'un nématocyste. Puisque dans la masse sortie du kyste je n'ai pas trouvé une seule cellule entière il est évident que les cellules ectodermiques bourrées de sphérules vitellines ne possèdent pas le caractère d'une cellule embryonnaire : leurs noyaux deviennent invisibles ; la membrane elle aussi devient fragile et facile à détruire. La cellule que j'ai observée est au contraire d'abord par la netteté de son cytoplasma qui ne possède pas d'éléments figurés ni de nématocystes, puis possédant un noyau énorme très facile à observer ; tout cela présente nettement les caractères d'une cellule mésogléenne. Dans un kyste que la présence de nématocystes indique comme récemment formé, on a déjà constaté qu'elle est seule ; il est donc évident que cette cellule avait déjà accompli un travail qui lui a permis de faire disparaître les autres cellules mésogléennes. Est-ce bien une phagocytose ? C'est probable. Les deux cellules, que j'ai trouvées dans une de mes coupes, dont j'ai parlé plus haut, doivent être les deux dernières cellules embryonnaires survivantes. Elles restent au milieu des substances écoulées et tout près l'une de l'autre, ce qui voudrait dire qu'elles ont encore un dernier acte à accomplir et que toutes les deux sont encore en pleine force pour la lutte finale. C'est peut-être le rôle le plus important dans la formation du contenu du kyste. La dernière cellule subsistante sera en contact avec les cellules de cœloblastule, pour passer la période de ralentissement, au lieu de flotter dans les substances fluides.

Que deviendra cette cellule d'origine mésogléenne ? Expérimentalement nous ne possédons pas de renseignements pour donner la réponse. On ne sait pas si c'est elle-même qui se divise, après avoir phagocyté les sphérules vitellines, comme HÉROUARD l'a signalé, et donné naissance aux cellules nouvelles qui formeront le cœloblastule du futur individu, ou bien elle ne donnera que des cellules mésogléennes de ce dernier. Car nous ignorons encore à quel moment cette cellule commence son développement et dans quelles conditions ce développement se produit.

8, — Rôle des cellules endodermiques dans la formation du kyste

Le rôle des cellules endodermiques dans la formation du kyste est bien effacé. L'observation que j'ai faite confirme bien la considération de HADZI. Il a affirmé qu'elles fournissent à l'ectoderme des substances nutritives fluides par l'intermédiaire de la mésoglée. C'est probable, bien qu'il soit difficile de le constater par l'observation. Dans mes coupes j'ai observé un fait remarquable, c'est qu'il y a dans la mésoglée, à côté de l'endoderme, de nombreuses granulations, ayant la même colorabilité et la même forme que celles des cellules endodermiques et qui passent par groupes de l'endo-

derme à l'ectoderme. Elles s'arrêtent après avoir passé la mésoglée, à côté de l'endoderme, qui les amène à l'ouverture du kyste et les entraîne avec la mésoglée (pl. V, fig. 8). Comme leur nombre est sensiblement diminué au moment de l'entrée dans le kyste, il est probable qu'elles sont absorbées en grande partie par l'ectoderme. Que deviendront celles qui sont entrées déjà dans le kyste ? Mes préparations ne me permettent pas de dire catégoriquement si elles sont absorbées par les cellules ectodermiques, avant que ces dernières se transforment en pyramides vitellines. Mais dans les substances fluides d'un kyste bien achevé, on ne peut trouver aucune trace de ces grains. Quoi qu'il en soit, nous pouvons affirmer que l'endoderme fournit à l'ectoderme, au moment où le kyste est en préparation, une quantité de substances nutritives non seulement à l'état fluide, mais aussi à l'état granuleux. Ce rôle mis à part, l'endoderme ne participe pas directement à la formation d'un kyste.

9. — **Éclosion naturelle du kyste**

Dans quelles conditions un kyste âgé réalise-t-il son éclosion naturelle ? HÉROUARD a déjà montré expérimentalement que la rupture de l'enveloppe kystique avance cette échéance mais il est douteux que le hasard d'une lésion soit la seule cause de l'éclosion possible. Le desséchement du kyste au moment de la basse mer, les écarts de température peuvent probablement la déterminer et c'est apparemment à cette dernière cause qu'est due l'éclosion naturelle qu'il a signalée. J'ai isolé un petit nombre de kystes, que j'ai récoltés au fond du bac de Roscoff. Comme ils avaient une apparence complètement opaque, j'étais sûr qu'ils étaient tous bien âgés. J'essayai de réaliser quelques conditions, supposées susceptibles de provoquer l'éclosion, telles que la dessiccation et l'élévation de la température ; je n'obtins aucun résultat. Plus les kystes sont desséchés, plus l'enveloppe est résistante. En ce qui concerne la température le résultat est également négatif. Cela prouve que l'éclosion naturelle ne se produit pas seulement à la suite de changement dans les conditions externes, mais dépend du développement interne. Si l'intérieur d'un kyste n'a pas encore évolué jusqu'au point convenable, aucune condition extérieure ne peut provoquer l'éclosion. J'ai constaté encore que privés intentionnellement d'eau de mer, pendant environ un mois, les kystes âgés n'avaient subi aucun changement dans leur intérieur ; cela veut dire que l'enveloppe chitineuse d'un kyste a une résistance remarquable à l'égard de la sécheresse. Un Schyphistome ne peut résister à une température inférieure à $+ 4^{\circ}$, mais un kyste reste sans changement à une température au-dessous de zéro. Tout ce qui précède indique qu'un kyste ne donne pas d'éclosion alors qu'une ou plusieurs conditions

extérieures sont défavorables. Par contre, il possède des qualités importantes pour résister à ces conditions. Mais on peut penser que si le kyste reste toujours dans un milieu sans changement, l'éclosion ne se produit qu'au bout de quelques années. Elle pourra être stimulée par un retour dans le milieu où le kyste se trouvait après avoir résisté aux conditions défavorables. Cette stimulation pourra très bien déterminer le commencement du développement des cellules initiales.

Il reste à savoir si le contenu du kyste du Scyphistome de *Chrysaora hysocella* et de *Chrysaora mediterranea* présente une différence dans le développement de leur larve, fait qu'on affirme jusqu'à présent. Les différences morphologiques entre ces deux espèces sont très peu importantes. Ce fait a été mis en évidence maintes fois par HÉROUARD. Il n'est pas douteux que *Chrysaora mediterranea* est une simple varité de *Chrysaora hysocella*. Comme on n'avait pas jusqu'ici observé de forme ciliée sortant du kyste, on considérerait que chez la forme méridionale il y avait une tendance palingénétique dans le développement. La larve paraît comme une forme pélagique. Chez la forme septentrionale, au contraire, la larve ne présente plus de stade pélagique ; son développement est cœnogénétique par rapport au précédent. Mais comme nous l'avons constaté plus haut une phase analogue de larve ciliée existe aussi chez la forme septentrionale ; cette différence n'existe donc vraisemblablement pas entre elles. Il est à préciser seulement que cette phase du développement est aussi long pour l'une que pour l'autre. Comme cette phase est apparemment plus rare et plus difficile à rencontrer chez la forme septentrionale on peut dire que la durée d'une larve ciliée chez cette dernière est plus courte et moins importante que celle de la première. Dans l'ensemble des faits du développement du contenu d'un kyste de ces deux espèces de Syphistome on conçoit que le stade pélagique n'est qu'une ébauche ontogénétique qui joue un rôle bien effacé dans le développement du contenu du kyste. Tout porte à croire qu'il n'y a qu'un seul mode normal de développement chez ces deux espèces de Méduses dont les kystes sont à tous les points de vue analogues. Il ne faut pas oublier, en effet, que les observations et les expériences que nous avons faites sont encore incomplètes surtout en ce qui concerne les stades successifs du développement du kyste. Pour cette étude, il aurait fallu trois ans, selon l'expérience de HÉROUARD, et un matériel abondant pour les suivre pas à pas du commencement de la formation jusqu'à l'éclosion naturelle.

10. — Résumé et conclusions

Les faits observés dans la formation et le développement du kyste pédieux chez le Scyphistome de *Chrysaora hysocella* sont les suivants :

1^o Le premier indice de l'apparition de l'enveloppe chitineuse est l'existence dans l'ectoderme basal de nombreux grains volumineux qui par coalescence mutuelle de chitine deviendront peu après des fibrilles. Les fibrilles se rapprochent à leur tour et forment une plaque chitineuse qui est située juste au niveau de la sole pédieuse du Scyphistome. Les grains déposés ultérieurement au bord de la plaque chitineuse forment au-dessus de cette plaque des fibrilles concentriques. Cette formation concentrique et progressive est le point de départ de l'apparition de la paroi supérieure du futur kyste. La fermeture du kyste est due au même mécanisme, qui est plus lent à cause de la rareté relative des cellules ectodermiques à la partie supérieure.

2^o Les cellules ectodermiques entrent progressivement dans la coque kystique et s'y déposent l'une à côté de l'autre pour former un sac de cœnosarque. Elles apportent en entrant des sphérules vitellines, des nématocystes adultes et divers parasites surtout des Flagellés minuscules, qu'elles possèdent dans leur protoplasma. Emprisonnées tout en dedans du kyste ces cellules se transforment en cellules vitellines et perdent en même temps leurs caractères primitifs. Les sphérules vitellines entraînées dans le kyste sont d'abord peu nombreuses, se multiplient ensuite et finissent par devenir les seules enclaves qui remplissent toutes les cellules ectodermiques, lorsque celles-ci sont arrivées au stade de pyramides vitellines. Les nématocystes dont on constate la présence chez les kystes récemment formés présentent une évolution régressive, perdent d'abord leur axe et leurs filaments et disparaissent totalement au moment où se forment les pyramides vitellines. Tandis que les parasites paraissent y persister longtemps, puisqu'on constate toujours leur présence dans la masse protoplasmique, en ouvrant un kyste de n'importe quel âge.

3^o Les cellules mésogléennes se rassemblent à la partie inférieure au moment où la paroi kystique est en train de se former. Elles entrent dans la cavité accompagnées de cellules ectodermiques. En entrant, elles sont encore nombreuses et se phagocytent probablement entre elles, car leur nombre diminue. Il n'en subsiste finalement qu'une ou deux restant au contact des pyramides vitellines et y attendant un moment favorable pour reprendre leur développement. La substance fluide mésogléenne ne joue à cet égard qu'un rôle secondaire. Elle entre dans le kyste en même temps que les cellules mésogléennes et ectodermiques, pour y former au milieu un champ libre pour la concurrence à la vie des cellules mésogléennes, pour constituer la partie centrale claire du kyste et enfin pour fournir l'endroit où les cellules initiatrices accomplissent leur développement. Elle transporte aussi pour le kyste des substances nutritives fluides et granuleuses que l'endoderme lui a fournies. Elle ne forme jamais la masse vitelline à son propre compte. On y aperçoit, au moment où elle entre

dans le kyste, quelques sphérules vitellines qui ont quelque peu l'aspect de granulations. On trouve à ce moment-là des sphérules aussi dans l'ectoderme et l'endoderme, parce que la mésoglée a reçu d'une façon discontinue ces granulations venues de l'endoderme.

4° Les cellules endodermiques paraissent fournir aux cellules ectodermiques et à celles de la mésoglée des substances de réserve, surtout à l'état granuleux. Elles ne participent pas à la formation même du kyste.

5° Chez un kyste achevé subsiste toujours, au milieu de pyramides vitellines, un centre clair dans lequel se trouve une ou deux cellules survivantes provenant des cellules mésogléennes. Sa présence est plus facile à mettre en évidence chez un kyste soigneusement ouvert que dans les coups. C'est une cellule relativement grande et possédant une vitalité remarquable. Dans les pyramides vitellines, on trouve très rarement des noyaux et du protoplasme visible. Pour cette raison, le développement du kyste est dû à l'œuvre des cellules en question, qui utilisent toutes les sphérules vitellines et donnent naissance à une larve dont les cellules seront dépourvues de ces sphérules, mais renfermeront par contre quelques nématocystes plus ou moins âgés.

6° En ouvrant des kystes suffisamment âgés, on peut avoir la chance de rencontrer une larve ciliée, capable de faire des mouvements tourbillonnaires ou rotatifs, mais la vie de cette larve est assez courte.

7° L'éclosion naturelle d'un kyste ne peut être provoquée par des conditions extérieures telles que la température, la sécheresse, etc. La coque chitineuse possède une résistance très grande à cet égard. Mais le retour dans le milieu initial après la résistance à des conditions défavorables, pourra déterminer le commencement du développement des cellules initiales.

8° Le développement du kyste ne présente vraisemblablement pas de différence remarquable entre le *Chrysaora hysocella* et *Chrysaora mediterranea*, puisque nous avons constaté que chez l'une comme chez l'autre peut exister un stade cilié.

Avec des expériences encore imparfaites, on ne peut donner une explication nette de la nature des kystes du Scyphistome de *Chrysaora*. A première vue il semble qu'ils doivent être de même nature qu'une gemmule de Spongiaires ou un statoblaste de Bryozoaire. Mais grâce à la particularité de leur mode de formation, de leur structure interne et de leur évolution on ne peut guère dire qu'ils soient simplement un bourgeon à l'état de vie ralentie. Il est possible que leur évolution soit analogue à celle d'un tentacule tombé et dégénéré à la suite d'une dépression provoquée. Mais ici le rôle prépondérant du développement appartient aux cellules endodermiques, tandis que chez un kyste c'est plutôt les cellules mésogléennes qui accomplissent ce rôle. Certes il est peu probable que la ou

les cellules initiatives commenceront au moment voulu une segmentation de l'œuf mais il est certain qu'elles présenteront, à une époque donnée, une forme de larve ciliée. Mais cette dernière doit toujours poursuivre son évolution à l'intérieur du kyste jusqu'à devenir un petit Scyphistome, afin que celui-ci puisse vivre indépendamment après son éclosion naturelle. C'est pour cela que ni HADZI ni moi-même n'ont pu amener une telle larve à vivre plus longtemps. Comme l'œuf de *Chysaora* provient exclusivement d'une cellule endodermique il semble que nous ne pouvons pas considérer la ou les cellules initiatives comme un œuf. Mais nous avons vu déjà que les cellules mésogléennes sont séparées dès le début du stade de blastula et gardent toujours l'aspect et le caractère d'une cellule embryonnaire ; il n'est donc pas impossible qu'elles jouent dans un cas particulier, le rôle d'un œuf. De plus nous avons montré que ces cellules possèdent une faculté de phagocytose remarquable. Elles peuvent bien phagocyter les cellules du cœloblastule avant son développement en une larve ciliée.

Nous avons vu déjà dans un autre chapitre que pendant le bourgeonnement les cellules mésogléennes ne participent pas au travail constitutif du jeune individu ; il en est de même au cours de la strobilation. En revanche les cellules ectodermiques et endodermiques sont les éléments principaux de ces deux modes de reproduction. Les choses se passent tout autrement pendant la formation des kystes. Le rôle passif des cellules endodermiques et la transformation des cellules ectodermiques en pyramides vitellines laissent les cellules mésogléennes accomplir seules l'œuvre essentielle. Il n'y a donc pas de comparaison histologique possible entre bourgeonnement et la strobilation d'une part et la formation des kystes de l'autre. Nous avons ici, dans le cycle évolutif, un mode de multiplication très particulier.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les faits histophysiologiques que nous avons exposés dans le présent travail nous amènent à des conclusions d'ensemble sur la constitution du cytoplasme, sur l'origine de certains de ses éléments figurés et sur leur signification physiologique.

Le cytoplasme est le siège des phénomènes physiologiques. Mais les fonctions physiologiques qu'il assure sont généralement produites moins par une action directe du cytoplasme même que par l'intermédiaire de divers éléments formés dans son sein. La croissance du cytoplasme ne peut être qu'une conséquence générale de l'activité de ces éléments. Suivant les besoins physiologiques de la cellule même ou de l'individu, les fonctions de ces éléments cytoplasmiques peuvent être subdivisées en deux groupes : les fonctions actives de sécrétion et d'absorption et les fonctions lentes d'élaboration et de condensation. Les premières sont réalisées par des éléments cytoplasmiques temporaires, susceptibles de changements de forme, de localisation ou de colorabilité, pouvant disparaître ou réapparaître au sein du cytoplasma, en rapport avec un fonctionnement immédiat. Ces éléments ont une évolution réversible et présentent ainsi souvent un cycle complet de changements morphologiques. Les éléments cytoplasmiques du second groupe sont au contraire surtout caractérisés par une action physiologique lente mais prolongée. Les produits de leur activité ne répondent pas aux besoins immédiats de la cellule, mais sont mis en réserve, ou bien utilisés pour les besoins généraux de l'individu. Ces produits ont une existence durable ; ils déterminent souvent, par la répétition du même mécanisme, la spécialisation de la cellule et conduisent ainsi à la différenciation de catégories histologiques distinctes. Ils ont, par conséquent, une évolution souvent irréversible.

Le premier groupe d'éléments cytoplasmiques est représenté chez le Scyphistome par les vacuoles digestives. En rapport avec leur fonction spécialisée de digestion intracellulaire, ces éléments conservent toujours des propriétés spéciales. Leur localisation dans la cellule donne à cette dernière un aspect particulier, caractéristique des cellules digestives.

Les vacuoles de la seconde catégorie ont, au contraire, un rôle physiologique d'élaboration, susceptible de modalités très variées. Elles donnent en effet naissance, suivant les cas, aux grains de sécrétion, aux grains de

substances de réserve, aux grains de vitellus (Parat, 1928) et aux diverses enclaves cytoplasmiques. Comme nous l'avons dit déjà, ces vacuoles diffèrent des vacuoles digestives par une activité plus lente et par une amplitude beaucoup moindre dans leurs changements de forme et de localisation. Leur répartition beaucoup plus fixe, est souvent caractéristique. C'est ainsi qu'au début de l'élaboration, elles se trouvent toujours dans la zone de l'appareil Golgi, y constituant ce qu'on appelle les vacuoles jeunes. Plus l'élaboration avance, plus cette localisation perd sa netteté et les enclaves élaborées sont souvent éloignées de la zone indiquée. Comme dans le cas des grains de sécrétion, des enclaves ont une tendance à occuper une position excentrique.

Cette élaboration peut être plus compliquée et donner des enclaves en groupes : c'est le cas de la formation des poches glandulaires. Dans ce cas, la vacuole formatrice reste toujours au centre des grains qu'elle a formés. Les poches glandulaires jeunes se trouvent au voisinage de la zone de l'appareil Golgi, mais celles qui sont plus avancées dans leur développement restent exclusivement à la périphérie.

Le cytoplasme peut aussi donner naissance directement par sécrétion suivie de condensation, à diverses différenciations, dont la genèse ne comporte aucun stade vacuolaire.

Dans cette catégorie d'éléments on peut citer le chondriome, les fibrilles cytoplasmiques, les grains chitineux, les substances chitinoïdes, etc. Dans la formation et l'évolution de ces éléments, on ne trouve aucune trace d'une intervention vacuolaire. Nos observations ne nous permettent pas d'élucider complètement les relations génétiques de tous ces éléments ; tout ce que nous pouvons affirmer est que la formation des grains chitineux est très vraisemblablement due à une transformation des mitochondries, par changement de leurs propriétés chimiques.

La formation directe des divers éléments s'accomplit souvent dans le cytoplasma périphérique, qui est précisément le moins affecté de mouvements liés à l'activité physiologique. Une cellule, dans laquelle la différenciation du cytoplasma périphérique est plus avancée, possède au contraire un système vacuolaire plus réduit. A la suite d'un excès de condensation cytoplasmique, la cellule perd ses caractères et entre souvent en dégénérescence ; c'est le cas de certaines cellules du disque pédieux, après la formation de la lame chitineuse. En outre, la formation des fibrilles sous-épithéliales a, à notre avis, une relation étroite avec le chondriome. Comme ces fibrilles sont formées toujours dans le cytoplasma périphérique et accompagnent toujours une disparition des mitochondries de cette région, on peut croire que ce sont ces dernières qui s'alignent et se soudent en fibrilles. D'ailleurs, ces fibrilles ont une colorabilité analogue à celle des

mitochondries ; il en est de même aussi des grains chitineux, que possèdent les cellules ectodermiques de la souche.

En dehors des éléments cytoplasmiques formés par sécrétion et condensation du cytoplasma central et périphérique, il existe, dans les cellules du Scyphistome, une troisième sorte d'éléments qui sont constitués par un processus plus compliqué : élaboration vacuolaire, suivie d'une sécrétion secondaire du cytoplasma périvacuolaire.

Dans cette catégorie, il convient de citer les tonofibrilles et les nématocystes. Tous deux sont formés d'abord par une élaboration de substances intravacuolaires et ensuite par une sécrétion ultérieure du cytoplasma périvacuolaire déposée sur le corpuscule déjà élaboré. La formation des nématocystes par ces deux activités différentes de la vacuole et du cytoplasma se complique encore par les intermittences de la sécrétion du cytoplasma périvacuolaire, qui déterminent la forme de la capsule des nématocystes. On voit en effet que l'élaboration des substances intravacuolaires, combinée avec une ou plusieurs périodes de sécrétion périvacuolaire, peut réaliser la structure intravacuolaire la plus complexe ; c'est le cas par exemple de l'édification des nématocystes de la deuxième catégorie. Au cours de cette élaboration, on constate aisément une gamme de changements de densité et de colorabilité dans les substances intravacuolaires et les substances sécrétées par le cytoplasma paravacuolaire. Chez les premières, l'augmentation de viscosité et de réfringence accompagne une régression de la colorabilité vis-à-vis du rouge neutre ; les secondes, par contre, se laissent colorer par ce dernier au début de la sécrétion et acquièrent les caractères de la chitine au fur et à mesure que la sécrétion avance. Il est à remarquer que, avant d'être entièrement chitinisées, les substances sécrétées par le cytoplasma périvacuolaire présentent nettement des caractères fort semblables au chondriome ; ce stade correspond exactement à un état de solution très concentrée et non miscible avec le protoplasma. Une fois solidifiées, ces substances ne se laissent pas colorer par les techniques mitochondriales, mais se présentent comme des substances chitinoïdes : la formation des tonofibrilles et celle des couches de la paroi du kyste, nous montre parfaitement les deux termes extrêmes de ces changements.

L'ensemble de ces faits semble donc indiquer que, chez le Scyphistome, la genèse des éléments cytoplasmiques dérive soit d'une élaboration du vacuome, soit d'une association de mitochondries, soit enfin d'une combinaison de ces deux processus. La sécrétion de substances non miscibles avec le cytoplasma est aussi un facteur important qui intervient souvent. Le protoplasma lui-même, quoi qu'il soit seul le siège des fonctions physiologiques, ne constitue que très rarement des éléments spécifiques. Quant

aux relations physiologiques du cytoplasme avec le noyau, elles sont beaucoup plus grandes dans l'œuf de *chrysaora* que dans les cellules somatiques du Scyphistome. Nous avons constaté qu'il existait une différence importante entre ces deux types au point de vue de la division cellulaire. Chez la première, on remarque la disparition de la membrane nucléaire qui permet à l'œuf et aux blastomères de réaliser une division karyocinétique typique ; chez le second, la persistance de la membrane pendant toutes les phases de la division, donne toujours un aspect qui rappelle la décision directe. La diminution de la taille du noyau pendant la segmentation, de la blastula jusqu'à la Planula, signalée par G. TEISSIER, est aussi un fait significatif à cet égard. Même chez les Scyphistomes, le phénomène nucléaire pendant la division, sa complexité est liée étroitement à l'état physiologique de l'individu. La fréquence de syncytiums temporaires et l'absence de centre cellulaire indiquent que les cellules n'atteignent jamais une différenciation achevée. Seule la forme médusoïde, que nous considérons comme un organe isolé du Scyphistome, est capable de produire, grâce à la vie pélagique, des éléments cellulaires riches en substances nutritives et qui sont capables d'évoluer vers la reproduction sexuée.

Cette diminution des dimensions des noyaux et la modification du processus au cours de la multiplication cellulaire chez les Scyphistomes sont des faits remarquables, tant au point de vue ontogénétique qu'au point de vue phylogénétique. La viviparité de *Chrysaora*, seul cas connu chez les Acalèphes, est un fait qui indique, semble-t-il, qu'il y a là modification secondaire dans l'évolution de l'espèce. Ainsi que l'admet G. TEISSIER, « *Chrysaora*, dérivant évidemment d'espèces ovipares à œufs plus gros que les siens, a conservé leurs caractères nucléaires et a ainsi des œufs dont le noyau est plus grand que la normale ». La modification du caractère nucléaire chez le Scyphistome marque aussi une sorte de dégénérescence secondairement acquise. La différence de taille entre la forme polype et la méduse est due plutôt à une dégénérescence du premier qu'à un accroissement de la seconde, résultant de la vie pélagique. Si l'on admet que l'évolution chez les Cœlentérés oscille toujours entre deux tendances différentes : accélération embryonnaire vers l'adaptation pélagique et complication de la multiplication asexuée dans la vie lenthique, le *chrysaora hysoscella* nous montre un excellent exemple, d'une dégénérescence postembryonnaire, avec tendance à une prédominance de la forme individuelle et pélagique. Seule la persistance de la souche du strobile, après la strobilation, lui permet de subsister et de reprendre la multiplication asexuée. Au cours de cette dernière, il nous restitue toute une série de phases de la vie ancestrale : la vie solitaire, la vie sociale et la vie individuelle. Ces faits montrent bien que la forme Scyphistome ne représente pas un simple stade onto-

génétique, mais a une signification phylogénétique ; il n'y a plus actuellement, dans le cycle, alternance équilibrée, mais évolution hâtive vers la forme méduse. Si les Lucernaires représentent une dénégréscence des Scyphoméduses (HORENI), c'est une disparition de la forme méduse à la suite d'un accroissement du polype.

Au contraire, la *Chrysaora* est spécialisée dans un autre sens, par suite d'une dégénérescence de la forme polype et son évolution est orientée de la même façon que dans le cas de *Pelagia*. Cette tendance de l'évolution n'a pas la signification de la simple suppression d'un stade embryonnaire mais celle de l'atrophie d'une partie de l'individu, compensée par l'accroissement d'une autre partie qui contient toujours les organes sexuels. C'est grâce à un bourgeonnement spécial, la strobilation, que ces deux parties d'un individu se séparent et s'adaptent à deux modes de vie différents, évoluant l'un vers la dégénérescence et l'autre poursuivant sa voie d'accroissement. Ces deux modes de vie, pélagique et littoral, sont les principaux facteurs qui déterminent ces deux tendances de l'évolution. La vie en pleine mer n'est guère favorable à la transformation de la Planula en polype, et cette métamorphose ne se réalise toujours qu'après la fixation ; la transformation de l'éphyra en méduse ne peut s'accomplir qu'en pleine mer. Sans strobilation, le Scyphistome aurait dû évoluer comme une Lucernaire ; sans la vie pélagique, la Planula de *Chrysaora* serait obligée d'évoluer comme celle de *Pelagia* ou risquerait de tomber dans le cas de la plupart des Cérianthaires, dont les larves nageuses descendent à cent mètres de profondeur dans l'Atlantique, sans que l'on sache ce qu'elles deviennent ultérieurement.

En résumé, il y a lieu de croire, ce me semble, que la *Chrysaora* a été précédée par une forme ancestrale réunissant les attributs de polype et de méduse, comme cela a lieu chez les Lucernaires, bien que ces derniers ne soient pas des Acalèphes primitifs. Elle a subi, au cours de l'évolution phylogénétique, une dégénérescence ; mais grâce à un processus spécial, la strobilation, elle a pu mettre en liberté une partie bourgeonnée qui deviendra plus tard sexuée. Cette dégénérescence est compensée d'autre part par des processus de multiplication asexuelle, bourgeonnement, kyste, etc. Toutes ces tendances diverses sont actuellement maintenues par deux modes de vie différents.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ (L.), 1860. Contribution of the natural history of the united States of America (t. III, *Boston*).
- AVEL (M.), 1925, Le mécanisme de la coloration des mitochondries par le bleu de méthylène dans le rein des Amphibiens. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXXXIX, p. 1319-1322.)
- 1925 a. Sur les propriétés physiques de l'appareil de Golgi des éléments génitaux des pulmonés (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, p. 26-29).
- BALLOWITZ (E), 1899. Ueber hypomerie und Hypermerie bei *Aurelia aurita* Lam. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. VIII.)
- BILLARD (A.), 1901. De la stolonisation chez les Hydroïdes. (*C. R. de l'Académie des Sc.*, t. C., p. 521-524.)
- BOGELOW (R. P.), 1900. The anatomy and developement of *Casiopea namachana*. *Mem. Boston soc. nat. Hist.*, t. V.)
- BODANSSKY (M.), 1924. Comparative studies of digestion. Further observation on digestion in Coelenterates. (*Amer. J. Physiol.*, t. LXVII, p. 547-550.)
- BOURNE (G.), 1887. The anatomy of *Madreporaria* Coral *Fungia*. (*Quart. j. of micro. Science*, n° CVII.)
- CHATTON, 1911. Sur une Cnidosporidie sans cnidoblaste. (*Paramyxa paradoxa* n. g. n. sp.) (*R. C. des l'Académie de Sc. Paris*.)
- 1914. Autogénèse des nématocytes chez *Polykrikos Schwartzi* Bütsch. (*C. R. de l'Académie des Sc. Paris*.)
- 1914 a. Les cnidocystis du Peridinien *Polypchrikos Schwartzi* Bütsch. (*Arch. Zool. exp. et gén.* t. LIV, p. 157.)
- CHUN (C.) Das Knospungsgesetz der proliferenden Medusen. (*Bibl. zool.* 19.).
- CLAUS (C.), 1873. Studien über Polypen und Quallen der Adria I Acalephen. (Discomedusen). (*Denk. Ak. Wien*, t. XXXVIII, p. 1-64.)
- 1883. Untersuchungen über die organisation und Entwicklung der Medusen. (*Leipzig und Prag*.)
- 1891. Über die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora* sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, 9 Bd.).
- 1893. Über die Entwicklung der Scyphostoma von *Colytylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora*, sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen. (*Arb. Zool. Inst. Wien*. IX Bd.).
- CUÉNOT (L.), 1907. L'origine des Nématocystes des Éolidiens. (*Arch. zool. exper. et générale*, 4^e série, t. VI, p. 75.)

- DA FANO (C.), 1925. Methodes pour la démonstration de l'appareil interne de Golgi. (*Bull. d'Hist. appli.*, t. II, p. 216-288.)
- DANTAN (I. C.), 1919. La structure de la mésogée et l'origine de cellules sexuelles de Paranthipathe. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXVIII, p. 629-631.)
- DAWYDOFF (C.), 1907. Sur la question du mésoderme chez les Cœlentérés. (*Zool. Anz.*, Bd. XXXI.)
- 1928. Traité d'embriologie comparée des Invertébrés. (*Masson. Paris.*)
- DELAGE et HÉROUARD. Traité de Zoologie concrète, t. II, 2^e partie. Cœlentérés. Paris, 1900.
- DRIESH (H.), 1892. Kritische erörterungen neuerer Beiträge zur theoretischen Morphologie. (*Biolog. centr.*, XII Bd., p. 528-545.)
- DRZEWINA (A.) et BOHN (G.), 1913. Observations biologiques sur Eleutheria dichotoma. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, LIII, p. 15-59.)
- EVANS (H. M.) and SCOTT (K.), 1921. On the differential reaction to vital dyes exhibited by the two great groups of connective tissue cells. (*Contrib. embryol. X Carnegie Inst. Wash. Pub.*, 273.)
- FAURÉ-FRÉMIET, 1910. Étude sur les mitochondries des Protozoaires et de cellules sexuelles. (*Arch. d'anat. microsc.*, t. XI, p. 457.)
- 1912. Un appareil de Golgi dans l'œuf de l'*Ascaris megalocephala*. (*Bull. de Soc. zool. de France*, t. XXXVII, p. 135.)
- 1913. Sur les nématocystes de Polykrikos et de Campanella. (*C. R. Soc. biol.*, t. LXXV., p. 366.)
- sur les nématocystes et les trichocystes des Polykrikos. (*Bull. Soc. zool. de France*, t. XXXVIII, p. 289.)
- FISCHER (P.), 1888. Note sur des Scyphistoma des méduse acraspede. (*J. R. micro. soc.*, t. C., 96-99.)
- FRIEDMANN (O.), 1902. Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von Aurelia aurita. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, t. 71.)
- FRUKENBERG, 1882. Ueber die Enzymbildung in den Geweben und Getässen. (*Untersuchungen de phys. Inst. de Unive. Heidelberg*, t. II.)
- GATENBY (J. B.), 1929. Study of Golgi apparatus and vacuolar system of Cavia, Helix and A braxas by intra-vital methods. (*Proceed. Roy. Soc. London*, B, 731, p. 302.)
- GIARD, 1898. Sur l'éthologie de Campanularia exilculata; stonolisation et allogonie (*C. R. Soc. biol.*, t. V, Paris.)
- GIROUD (A.), 1925. Le chondriome; recherches sur sa constitution chimique et physique. (*Arch. d'Anato. microsc.*, t. XXI, p. 147.)
- 1926. Les variations de position de l'appareil de Golgi, leur interprétation. (*C. R. de l'Assoc. des anat.*, Liège, p. 222.)
- 1928. Polarité cellulaire et appareil de Golgi. (*Bull. d'Hist. appl.*, t. V, p. 146.)
- GOETSCH (W.), 1923. Beiträge zum Unsterblichkeitsproblem der Metazoen. IV. Versuche mit Scyphozoen und Planarien. (*Biologie Zentralbl.*, XLIII, p. 481.)
- GÖTTE (A.), 1885. Ueber die Entwicklung der Aurelia aurita und der Colylorhiza borbonia. (*Zool. Anz.* viii., p. 3-5-4.)

- GÆTTE (A.), 1886. Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita und Colylorhiza tuberculata. (*Abh. zur Entw. gesch. d. Thier 4 heft*, t. LXXIX., p. 9.)
- 1887. Entwicklung der Aurelia aurita und Colylorhiza tuberculata. (*Leipzig und Hambourg*.)
- 1893. Vergleichende entwicklung von Pelagia noetiluca Pér. (*Zeit. f. wiss. Zool.* 55 Bd.)
- 1897. Einges über die entwicklung der scyphopolypen (*Ibid.*, 63 Bd.)
- GUILLERMOND (A.), 1924. Nouvelle recherche sur les constituants morphologiques du cytoplasma de la cellule végétale. (*Arch. d'Anat. microsc.*, t. XX, p. 1-210.)
- 1924. Observation sur l'origine sur l'appareil des vacuoles. (*La cellule*, vol. XXXVI.)
- 1930. Le vacuome des cellules végétales. (*Protoplasma*, t. IX, n° 1, p. 134-174.)
- 1930. Culture d'un saprolegnia en milieu nutritifs additionnés de rouge neutre. Valeur de la méthode de coloration vitale. (*Bull. d'Hist. appl.*, t. VII, p. 97.)
- GUNTHER, 1903. Die Samenreigung bei Hydra viridi. (*Zool. Ang.* t. XXVI, p. 6128.) p. 628.)
- HADZI (J.), 1907. Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. XVII)
- 1907 a. Einige Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte von Chrysaora. (*Arb. zool. Inst. Wien*, 17 Bd.)
- HADZI (J.), 1910. Rückgängig gemachte einer scyphomeduse. (*Zool. Anz.* Bd. XXXIV, p. 94-100.)
- 1910 a. Die Reduktion des Scyphopolypen und der Ephyra von Chrysaora. (*Ein Vortrag, gehalten em 8 internat. Zoologenkongresse in Graz 1910.*)
- 1910. Die Entstellung der Knospe bei Hydra (*Arb. Zool. Inst. Wien.*, t. XVIII, p. 61-82.)
- 1911. Haben die Scyphomedusen einen ektodermalen Schlund ? (*Zool. Anz.*)
- 1912. Über die Podozysten der Scyphopolypen. (*Biolog. Centralbl.* Bd XXXII, p. 52-60.)
- HAECKEL (E.), 1880. Das system der medusen.
- 1881. Metagenesis und Hupogenesis von Aurelia aurita. Iena.
- 1882. Directe und indirecte Entwicklung von Aurelia aurita. (*Z. nat.*, Bd XV, p. 14 et 15).
- HARGITTE (C. W.), 1910. Studie in the developpement of scyphomeduse. (*J. morphol. Philadelphia* t. XXI, p. 217-262.)
- HARGITTE (G. T.). Germ celles of Cœlenterates VI General considération discussion conclusion. (*J. of Morph.* t. XXXIII, p. 1-59.)
- HATSCHER (E.), 1918. Production of medusoid forms forme Gels. (*London Nature*, t. CI, p. 504).
- HEIN (W.), 1900. Untersuchungen uber die Entwicklung von Aurelia aurita. (*Z. f. w. Zool.*, t. 67).

- HERIC (M.), 1907. Zur Kenntniss der polydisken Strobilation von Chrysaora. (*Arb. Wien*, t. LXVII.)
- HOLLANDE (A.-Ch.), 1920. Modification de la méthode de Prenant, par insolubilisation de l'éosine dans l'alcool au moyen de l'acide phosphomolybdique. Coloration élective des flagelles des Protozoaires. (*Arch. Zool. exp.*, t. LIX, N et R., p. 75.)
- HÉROUARD (E.), 1907. Existence de statoblastes chez le scyphistome. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. CXXXXV.)
- 1908. Sur un Acrapède sans méduse : *tæniolhydra roscoffensis*. (*C. R. Acad. Sc. Paris*.)
- 1909. Sur les cycles évolutifs d'un Scyphistome. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 1^{er} février.)
- 1909 a. Sur les enteroïdes des Acapedes. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 3 mai.)
- 1911. Sur le mode de fixation au sol des Scyphistomes par des tonofibrilles. (*Bull. Soc. zool. de France*, t. XXXVI.)
- 1911 a. Le pharynx des Scyphistomes. (*Zool. Anz.*, Bd. XXXVIII.)
- 1911 b. Sur la progénèse parthenogénésique à longue échéance de Chrysaora. (*C. R. Acad. Sc. Paris*.)
- 1912. Histoire du kyste pédieux chez Chrysaora et sa signification. (*Arch. zool.*, Paris, série 5, t. X.)
- 1913. Relation entre la dépression et la formation de pseudoplanula tentaculaire chez le Scyphistome. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLVIII.)
- 1914. Pœcilogonie pœdogénésique chez Chrysaora isocèles. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLVIII.)
- 1920. Les monstres doubles du Scyphistome. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris.)
- 1920 a. Existence d'une strobilation ; sa signification et ses conséquences. (*Bull. de la Soc. zool. de France*, t. XLV.)
- 1921. Rétablissement de l'équilibre de corrélation par lacération chez le Scyphistome. (*Bull. Soc. zool. de France*, t. XLVI, p. 68.)
- HIRSCHLER (J.), 1914. Ueber Plasmastrukturen (Golgi'scher apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunicaten Spongien, und protozoenzellen. (*Anat. Anz.* Bd. XLVII.)
- 1925. Sur une certaine ressemblance entre le noyau cellulaire, l'appareil de Golgi et les mitochondries. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII.)
- HORNEL (Y.), 1893. The Lucernarians as Degenerate Scyphomedusae : a Note upon the Phylogeny of the Order. (*Nat. Sc. London*, vol. 3.)
- HURST (C. H.), 1893. Biological Theories. 6. The phylogeny of Lucernarians. (*Nat. Sc. London*, vol. III.)
- HUTTING, 1900. American Hydroïdes ; part. I : The Plumularidae. (*Smithsonian Inst. U. S. Nation, Mus. special Bulletin*.)
- HYDE (I.), 1894. Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. (*Zeit. f. Wiss. Zool.* Bd. LVIII.)
- IWANZOFF, 1896. Ueber den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. (*Bull. Soc. imper. Natur. Mosco*.)

- JOYET-LAVERGNE (Ph.), 1925. Recherche sur le cytoplasme des Sporozoaires. (*Arch. d'anat. microsc.*, t. XXII, p. 1-128.)
- 1926. Sur la coloration vitale au rouge neutre des éléments de Golgi des Grégaires. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIV, p. 830).
- LAMEERE, 1920. Origine et évolution des Acalèphes. (*Ann. Soc. zool. Belg.*, t. LI.)
- 1929. Précis de Zoologie. (G. Doin Paris.)
- MAAS (O.), 1907. Die Scyphomedusen. (.....) *Erg. u. Forkchr. de. Zoologie*, t. I, 1907.
- MERESCHKOWSKY (C.), 1882. Sur les nématocystes du Hydroides (*Bull. Sc. Zool. de France*, iii et iv, p. 280.)
- 1882 a. Structure et développement de Nématophore chez les Hydroides. (*Arch. Zool. exp.*, p. 583.)
- METSCHNIKOFF (E.), 1874. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophorn. (*Zeitschr. wiss. zool.*, vol. XXIV, p. 15-83.)
- 1880. Ueber die intercellulare Verdauung bei Coelenteraten. (*Zool. Anz.* iii, p. 267-263.)
- 1886. Embryologische studien an Medusen. Ein Beitrag zur Generalogie der Primitiv organe (Wien).
- MIGOT (A.), 1920. Sur le mode de fixation des Lucernaires. (*C. R. Soc. biol.*, LXXXVI, p. 365.)
- 1922. Sur les rapports entre la formation du squelette et le mode de fixation chez les Coelentérés. (*Bull. Soc. Zool. de France.*)
- MÖLLENDORFF (W. von), 1918. Zur morphologie der vitalen Granulafärbung. (*Arch. f. microsk. Anat.*, Bd. XC, p.)
- 1920. Vitale färbungen an tierischen Zellen. (*Ergebnisse der physiol.*, Bd., XVIII.)
- MORELLE (J.) 1925. Les constituants du cytoplasme dans le pancréas et leur intervention dans le phénomène de sécrétion. (*La cellule.*, vol. XXXVII.)
- 1927, Remarques sur la structure et le fonctionnement de l'appareil de Golgi. (*Ann. de la Soc. sc. de Bruxelles. Série C : Sc. Med.*, t. XLVII.)
- MURRICH (J. P.), 1891. The développement of *Cyanea arctica*. (*Ann. Nat.* t. XXV).
- NASSONOV (D.), 1923. Das Golgi Binnennetz und seine Beziehung zu dir sécrétion. (*Arch. f. microsk. Anat.*, Bd. XCVIII.)
- 1926. Die physiologische Bedeutung des Golgi-Apparats in Lichte der Vitalfärbungsmethode. (*Arch. f. microsk. Anat.*, Bd. III.)
- NOËL (R.), 1922. Recherches histo-physiologique sur la cellule hépatique des Mammifères. (*Arch. d'Anat. microsk.*, t. XIX.)
- OKADA (Yo-K.), 1927. Sur l'origine de l'endoderme des Discomeduses. (*Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LXI, p. 250.)
- PARAT (Mme), 1928. Contribution à l'étude cytologique de la glande pelvienne du Triton marbré. (*C. R. Soc. de Biol.*, t. XCVIII.)
- 1928 a. Vacuome et appareil de Golgi de la glande pelvienne au cours de l'évolution glandulaire (*C. R. Soc. de Biol.*, t. XCIX.)

- PARAT (M.), 1925. Vacuome et appareil de Golgi. (*C. R. de l'Assoc. des Anat.* (Turin), p. 306-311.)
- 1926. Vacuome et appareil de Golgi. (*C. R. de l'Assoc. des Anat.* Liège, p. 609-617).
- 1927. Les colorations vitales des cellules animales, d'après von Möllendorff. Publications A. Chahine ; Paris, fasc. 3, p. 1-37.
- 1928. Sur les rapports du chondriome et du vacuome dans la zone de Golgi ; constitution de cette zone. (*C. R. de l'Assoc. des Anat.*, Prague.)
- 1928 a. Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. Chondriome, vacuome (appareil de Golgi), enclaves, etc. (*Arch. d'anat. micros.*, t. XXIV).
- PARAT (M.) et PAINLEVÉ (J.), 1924. Constitution du protoplasme d'une cellule glandulaire : la cellule de glandes salivaires de la larve du Chironome. (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CXLXIX, p. 543-544.)
- 1925. Rôle du vacuome (appareil de Golgi) et du chondriome dans la formation des grains de sécrétion. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCII.)
- 1925 a. Technique relative à la démonstration du vacuome et à sa comparaison avec l'appareil de Golgi. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII.)
- PÉREZ (Ch.), 1920. Un élevage de Scyphistome de *Cyanea capillata*. (*Bull. biol. Fr. et Belg.*, vol. LIX, p. 168-178.)
- 1921. Processus de mutiplication par bourgeonnement chez un Scyphistome. (*Bull. de la Doc. zool. de France*, t. XLV.)
- 1922. Observation sur la multiplication gemmipare d'un Scyphistome. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. LVI, p. 242).
- 1929. Remarque sur le processus morphallactiques de la strobilation. (*C. R. de la Soc. Biol.*, t. CI, p. 1.007).
- PERCIVAL (E.), 1923. On the strobilisation of Aurelia. (*Q. J. microsc. Sc. London*, t. LXVII, p. 85-110.)
- PRENANT (M.), 1922. Sur les ferments oxydants nucléaires et cytolplasmiques et sur leur importance physiologique. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXVII, p. 972).
- 1924. La valeur des réactions histologiques de ferments oxydants. (*Bull. Hist. appli.*, t. I, p. 422.)
- RICHARD (J.), 1885. Nouveau réactif de fixation des animaux inférieurs. (*Zool. Anz.* viii, p. 332.)
- ROSKINE (G.) 1917. La structure des prolongements musculaires de la cellule épithélio-musculaire de hydre. (*C. R. Soc. biol.*, t. LXXX, p. 365).
- SANCHEZ Y SANCHEZ (M.), 1918. Estudios sobre la histologia de las Actinias. (*Trab. del. Lab. de Invest. Biol.*)
- 1919. De las relaciones entre el ovulo y el tejido conjonctivo de las Actinias. (*Boletin de la Soc. espa. de Biol.*, Ano. VIII.)
- SAR (M.), 1841. Ueber die Entwicklung der Medusa aurita und *Cyanea capillata*. (*Arch. f. Naturg.*, t. VII.)
- SCHANEL 1910. Die Eibildung der Meduse Pelagia noctillica. Per et less Untersuchungen über die morphologischen Beziehungen der Kernsubstanzen unterein ander und zum cytoplasma. (*Festsche. für R. Hertwig* Bd. I, Iena.)

- TCHÉOU-TAI-CHUIN, 1928. Absence de strobilsation et persistance de bourgeonnement pendant l'hiver chez des Scyphistomes alimentés artificiellement. (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, Paris, t. 186 p. 790.)
- 1929. Histolyse museulaire et phagocytose dans le strobile de *Chrysaora isoceles*. (*S. R. de la Soc. biol.*, t. CI, p. 1005-1006.)
 - 1929 a. Sur les nématocystes du Scyphistome de *Chrysaora isoceles*. (*Bull. de la Soc. de Zool. de France*, t. LIV, p. 531-536.)
 - 1929 b. La digestion chez les Scyphistomes de *Chrysaora*. (*C. R. de la Soc. biol.*, t. CII, p. 521.)
 - 1929 c. Les phénomènes cytologiques au cours de la digestion intracellulaire chez le Scyphistome de *Chrysaora*. (*C. R. de la Soc. biol.*, t. CII, p. 557.)
 - 1929 d. Sur les vacuoles digestives chez le Scyphistome. (*C. R. de la Soc. biol.*, t. CII, p. 825.)
 - 1930 Contribution à l'étude de la formation des grains de sécrétion chez les Scyphistome. (*C. R. de la Soc. biol.*, t. CIII, p. 315.)
 - 1930 a. Procédé technique pour conserver en préparation durable la coloration vitale en rouge neutre. (*C. R. de la Soc. biol.*, t. CII, p. 871.)
 - 1930 b. Sur l'emploi de l'encre de Chine pour l'étude du vacuome (*C. R. de la Soc. biol.*, t. CIII, p. 983.)
- TEISSIER (M. et Mme G.), 1925. Sur la croissance embryonnaire de *Chrysaora hysocella* (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXXI, p. 530.)
- 1926. Sur la teneur en eau et en substances organiques de *chrysaora hysocella* aux différents stades de son ontogénèse. (*Bull. Soc. zool. Fr.*, LI, p. 266-273.)
 - 1929. La croissance embryonnaire de *Chrysaora hysocella*. (*Arch. de zool. exp. et gen.*, t. LXIX, p. 137-178.)
- TSUKAGUCHI (R.), 1914. Ueber die feinere strukture des Ovarialeies von *Aurelia Aurita*. L. (*Arch. f. mikrosk. anat.* Bd. LXXXV, p. 114-123.)
- TURCHINI (J.), 1926. De la situation de l'appareil de Golgi dans quelques cellules glandulaires. (*Bull. de la Soc. des Sc. med. et biol. de Montpellier et de Lang. méd.*, t. VII.)
- 1927. Appareil de Golgi et polarité glandulaire. Déterminations de la position de cet appareil. (*Bull. Hist. appl.*, t. IV, p. 10-14.)
- VOLKONSKY (M.), 1928. Sur une nouvelle modification de la technique d'Altmann. (*Bull. d'Histo. app.*, t. V.)
- 1930. Les choanocytes des Éponges calcaires. Les phénomènes cytologiques au cours de la digestion intracellulaire. (*C. R. de Soc. de Biol.*, t. CIII, p. 668-672.)
- WEILL (R.), 1923. Une cause d'erreur dans l'étude de la genèse des cnidocystes des Cœlentérés et des Cnidosporidies : l'écartement prématuré. La signification du « tube externe ». (*C. R. Soc. biol.*, t. LXXXIX, p. 1322-1325.)
- 1925. Foyers de formations et voies de migration des nématocystes de *Haliolystes octoradiatus* CI. Existence, sur leur parcours, de réservoirs sélectifs. (*C. R. Ac. sc.*, t. CLXXX, p. 327-330.)

- WEILL (R.), 1925. *a*. La squelettisation des nématocystes de Cœlentérés. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXX, p. 611-614.)
- 1925 *a*. Le ralentissement expérimental des nématocystes des cœlentérés. Perméabilisation de la paroi capsulaire. (*C. R. Ac. sc.*, t. CLXXX, p. 772.)
- 1925 *d*. Le fonctionnement des nématocystes des Cœlentérés. Son ralentissement par les colorants vitaux. (*C. R. Soc. biol.*, t. XCII, p. 507.)
- 1925 *e*. Le fonctionnement des nématocystes des Cœlentérés. Perméabilité de la paroi capsulaire aux acides et aux bases. (*C. R. Soc. biol.*, t. XCII, p. 509.)
- 1926. Existence, chez certains Cœlentérés, d'une cnidome spécifique, caractéristique de l'état larvaire. Interprétation des Monocnidomes. (*Bull. Soc. zool. de France*, t. LI, p. 254.)
- WIETRZYKOWSKI (W.), 1912. Recherches sur le développement des Lucernaires. (*Arch. de Zool. exp. et gen.*, 5^e série, t. X, p. 1 à 95.)
- WILL (L.), 1920. Die Sekretorische Vorgänge bei der Nesslkapselbildung der Cœlenteraten. (*Sitzber. und Abt. Naturf. Ges. zu Rostock, N. E.*, XI.)
- WOLF (J.). 1929. Sur la nature de la coloration histologique et sur la méthode de contact. (*Bull. Histo. Appl.*, t. VI, p. 259-267.)
-

EXPLICATIONS DES PLANCHES

PLANCHE I

- FIG. 1. — Cellule endodermique isolée, dessin montrant les cils vibratiles (*c*) et leur corps parabasales (*b*). Fixation de Bouin-Holland acide trichloracétique ; coloration à l'hématoxyline-éosine-orang-vert lumière.
- FIG. 2. — Cellule endodermique de la souche, dessin montrant l'abondance des poches glandulaire granuleuses (*p. c.*) et les vacuoles à divers états physiologiques.
- FIG. 3. — Cellule endodermique observée à l'état vivant et colorée par du rouge neutre et du vert Janus ; *p.* poche sécrétrice en formation, on y remarque une vacuole formatrice, colorée par le rouge neutre ; *m.* mitochondries en forme de grains et de bâtonnets courts ; *vc.* vacuole cnidogène ; *n.* noyau. Mêmes techniques.
- FIG. 4. — Cellule ectodermique de la souche. Les mitochondries sont sous deux formes très différentes : en grains (*m.*) et en filaments longs (*c.*) ; *v.* vacuoles ; *ve.* vacuole d'élaboration. Coloration au rouge neutre et vert Janus.
- FIG. 5. — Deux cellules endodermiques de l'éphyrylum, les vacuoles sont déformées par le fixateur et imprégnées par du nitrate d'argent ; les mitochondries périphériques sont imprégnées légèrement. Fixation à Cajal à l'alcool.
- FIG. 6. — Cellule endodermique imprégnée à l'argent, on remarque le retour à la périphérie des vacuoles digestives et la distinction assez nette des deux régions du protoplasma.
- FIG. 7. — Cellule ectodermique, on remarque les vacuoles colorées à divers états, mitochondries restées périphériques. Coloration à l'état vivant par l'encre de Chine fixée et colorée par Dietrich-Parat-Volkonsky.
- FIG. 8. — Cellule endodermique d'un Scyphistome à jeun, vacuoles imprégnées à divers états par l'encre de Chine.
- FIG. 9. — Cellule libre de la cavité de segmentation d'un petit plastula : on voit l'abondance des sphérules vitellines et l'échappement de ces derniers, qui formeront les substances de la mésogée ; *e.* sphérules expulsées ; *s.* sphérules vitellines ; *g.* mitochondries. Fixation de Holland ; coloration : hématoxyline éosine-orange-vert lumière.
- FIG. 10. — Coupe longitudinale d'un tæniole ; *f.* fibres musculaires ; moelle de tæniole formée par un syncytium : *mt.* moelle tæniolaire. Mêmes techniques.

- FIG. 11 et 12. — Coupes transversales des tænioles en formation. On remarque les deux successives de la formation des fibres musculaires et du syncytium. Même technique.
- FIG. 13 et 14. — Deux prophases, vues polaires de deux œufs segmentés de *Chrysaora*. Mêmes techniques.
- FIG. 15 et 16. — Métaphase vue de profil et anaphase de deux segmentées de *Chrysaora*.
- FIG. 17. — Deux blastomères d'un jeune blastula se divisent encore en mitoses.
- FIG. 18. — Coupe d'un blastula montrant l'expulsion directe des sphérules vitellines par les blastomères. Mêmes techniques.
- FIG. 19. — Formation d'une poche glandulaire ; 1, 2, 3 et 4 montrent les stades successifs : *vf.* vacuole formatrice. Coloration : coloration rouge neutre ; fixation Holland-acide trichloracétique.

PLANCHE II

- FIG. 1, 2, 3, 4, 5. — Cellule endodermiques de la cavité gastrale d'un Scyphistome à divers états de la digestion intracellulaire. Coloration au rouge neutre : 1. accollement des vacuoles digestives aux boules des matières semi-digérées, qui sont encore incolores ; 2. les boules commencent à être colorées par du rouge neutre en même temps que les vacuoles fusionnent ; 3. stade plus avancé du même phénomène ; 4. décollement des vacuoles ; 5. fin de la digestion intracellulaire.
- FIG. 6, 7, 8, 9, 10, 11. — Mêmes phénomènes étudiés sur des préparations d'imprégnation au nitrate d'argent après la fixation du liquide de Cajal à l'alcool.
- FIG. 12, 13, 14, 15, 16. — Mêmes phénomènes étudiés sur des préparations faites à l'aide du procédé du rouge neutre fixé, montrant la déformation de ces vacuoles après la fixation et la déshydratation.
- FIG. 17, 18, 19, 20. — Comparaisons des phénomènes intracellulaires entre les boules et les vacuoles digestives d'après les méthodes différentes : 17 colorations vitales ou rouge neutre ; 18 rouge neutre fixé ; 19 imprégnations d'argent ; 20 encre de Chine fixe. Remarquer notamment les différences dans la déformation des vacuoles.
- FIG. 21. — Deux cellules sécrétrices des filaments gastreaux avant (*a*) et après (*b*) la digestion extracellulaire : *g*, grain de sécrétion.

PLANCHE III

- FIG. 1. Cellules endodermiques avant la digestion intracellulaire. Les mitochondries (*m*), sous forme de grains, sont situés à la périphérie de la cellule. Coloration à l'état vivant par l'encre de Chine puis fixation et coloration de Diétiche-Parat et Volkonsky : *v*, vacuoles.

- FIG. 2. — Cellules endodermiques en commencement de la digestion intracellulaire. Les vacuoles (*v.*) sont déjà colorées par l'encre, mais les mitochondries restent encore à la périphérie. Mêmes techniques.
- FIG. 3. — Stade plus avancé ; les mitochondries se déplacent vers les parties centrales en même temps que les boules sont de moins en moins colorées par l'encre. Mêmes techniques.
- FIG. 4. — Fin de la digestion intracellulaire. Après le décollement des vacuoles, les mitochondries (*m.*) déplacées précipitent sur les boules à matières déjà digérées. Mêmes techniques.
- FIG. 5. — Pli endodermique de la cavité gastrale avant la digestion, les vacuoles digestives présentent une forme irrégulière après l'imprégnation au nitrate d'argent ; les vacuoles jeunes restent périphériques. Remarquer en outre que la mésoglée est finement imprégné. Fixation Cajal à l'alcool.
- FIG. 6. — Fragment d'éphyrum d'un Scyphistome après la digestion, imprégné par la même méthode plus prolongée. Remarquer la révélation des chondriomes (*cg.*) qui ont la forme du filament dans les cellules ectodermiques et de grain (*m.*) dans les cellules endodermiques. Mêmes techniques.
- FIG. 7. — Absorption directe des oocytes d'oursin (*oo.*) par une cellule de la cavité gastrale. Fixation de sublimé acide azotique, coloration à l'hématoxiline.
- FIG. 8. — Entre les deux plis (*pl.*) de la paroi cavitaire les matières semi-digérées (*s.d.*), sous forme d'un liquide épais, sont absorbées successivement par les cellules digestives et deviennent intracellulairement des boules (*b.*). Fixation de Cajal à l'alcool, imprégnation au nitrate d'argent.
- FIG. 9. — Sommet d'un tentacule observé *in vitro* après cinq jours d'alimentation artificielle ; les aliments colorés par le rouge neutre sont transportés dans ces cellules sous forme de grains violacés.
- FIG. 10. — Même technique, vue par transparence, montrant les substances digérées transportées dans les cellules endodermiques des tentacules, qui vraisemblablement remplacent ici les cellules mésogléennes qui font défaut dans les tentacules.
- FIG. 11. — Épiderme du péristome observé avec un grossissement plus fort à l'aide de mêmes techniques.

PLANCHE IV

- FIG. 1. — Coupe longitudinale d'un mamelon stolonial, montrant les régions où se trouvent des noyaux actifs, qui donnaient naissance au stolon : en endoderme : *e.* ectoderme ; *m.* mésoglée. Fixation au sublimé acide azotique, coloration à l'hématoxiline-éosine-orang-vert lumière.
- FIG. 2. — Coupe longitudinale d'un stolon ayant de nombreuses cellules glandulaires dans son endoderme : *st.* stolon ; *gl.* cellules glandulaires. Mêmes techniques.

- FIG. 3. — Coupe longitudinale d'un stolon sur lequel on remarque un renflement formé par l'épaississement de l'ecto- et de l'endoderme : (*br.*) bourgeon. Mêmes techniques.
- FIG. 4. — Coupe longitudinale d'un stolon dont le renflement endodermique commence à s'évaginer vers l'extérieur et repousse l'ectoderme dans le même sens.
- FIG. 5. — Coupe transversale d'un stolon, montrant la répartition des cellules glandulaires endodermiques.
- FIG. 6. — Cellules du sommet d'un stolon pourvu de nombreux grains chitineux.
- FIG. 7. — Même cellule vue à la face.
- FIG. 8. — Fragment de la paroi de la cavité gastrale, pour montrer l'abondance des poches glandulaires au moment du bourgeonnement.
- FIG. 9. — Coupe d'un bourgeon jeune, un peu oblique de haut en bas et de droite à gauche, pour montrer le commencement de la formation de deux tentacules.
- FIG. 10. — Coupe d'un bourgeon jeune au moment où le premier tentacule commence à pousser.
- FIG. 11. — Coupe longitudinale d'un bourgeon au niveau d'un tentacule ; la coupe est faite parallèlement à la paroi endodermique : *cm.* cellules migratrices ; *p.* paroi de la cavité gastrale.
- FIG. 12. — Coupe longitudinale d'un tentacule commence à pousser endoderme
- FIG. 13. — Coupe longitudinale d'un bourgeon à deux tentacules montrant l'amin-cissement de l'ectoderme (*a*) dans la région buccale.
- FIG. 14. — Coupe longitudinale montrant la différenciation des parois de la cavité gastrale, la formation d'un tæniole et celle des filaments gastraux (*f.*).
- FIG. 15. — Coupe transversale d'un bourgeon en train de former les cloisons gastrales.
- FIG. 16. — Coupe longitudinale de l'entonnoir péristomial, montrant la formation du tæniole par les cellules ectodermiques de la douille de l'entonnoir : *l.* lèvre.
- FIG. 17. — Coupe d'un bourgeon dont les parois de la cavité gastrale et les fila-ments gastraux sont déjà différenciés.
- FIG. 18. — Coupe d'une lèvre déjà différenciée d'un jeune Scyphistome.

PLANCHE V

- FIG. 1. — Coupe transversale du tentacule d'un Scyphistome strobilé en voie de dégénérescence : *l.* lumière centrale du tentacule ; *c. g.* cellules géantes glan-dulaires ; *ms.* fibrilles sous-épithéliales ; *c. d.* cellules ectodermiques dégé-nérées ; *g.* cellules glandulaires granuleuses. Fixation au sublimé-acide azotique, coloration à l'hématoxyline-éosine-orangé-vert lumière.
- FIG. 2. — Coupe transversale dans la région basale d'une lobe d'un éphyra en formation : *E.* ectoderme ; endoderme ; *l. e.* lame mésoglennies ; *s.* salcolytes dans la cellule émigrée de la cavité gastrale ; *n. t.* nématocytes. Mêmes techniques.

- FIG. 3. — Coupe tangentielle d'un lobe en voie de formation de l'organe sensoriel de l'éphyra: *e.* ectoderme; *ed.* endoderme; *p.*, épaissement de l'organe sensoriel *d.* *ν.*, cellules émigrées. Mêmes techniques.
- FIG. 4. — Divers aspects des cellules migratrices de la cavité gastrale d'un strobile. Remarquez l'abondance de nématocystes (*n. t.*) en formation et des poches glandulaires (*g.*) à divers états du développement. Fixation de Sublimé acide azotique, coloration Giemsa lent.
- FIG. 5. — Coupe transversale d'un strobile passant au niveau de la cavité gastrale d'un éphyra en formation. Les tænioles (*t.*) sont déjà entourés chacun par une gaine endodermique (*g.*) sur lesquelles se forment les filaments gastreaux (*f.*); *e.* ectoderme; *ed.* endoderme; *m.* mésoglée; *c. ν.* cavité gastrale; *lb.* lobe coupé dans la région la plus basse; *o.* organe sensoriel d'un lobe. Fixation acide azotique: coloration l'hématoxyline éosine orange-vert lumière.
- FIG. 6. — Coupe longitudinale d'une souche d'un strobule. On remarque dans la cavité gastrale une zone vide (*z.*) laissée par les cellules émigrées (*c.*): (*ta.*) tentacule reformé; (*ob.*) ombrelle du dernier éphyra; (*q.*) gouttière gastrale de la souche; (*t.*) tæniole; (*tf.*) tonofibrilles. Mêmes techniques.
- FIG. 7. — Coupe de la souche du Scyphistome avec un kyste en formation; on remarque l'entrée des cellules ectodermiques en masse et de la mésoglée, au-dessus desquelles se trouvent des cellules mésogléennes (*c.*); quelques enclaves (*r.*) passent de l'endoderme dans la mésoglée (*m.*); dans la paroi existent déjà des masses ectodermiques (*s.*) qui étaient renfermées avant l'achèvement de la formation de la paroi chitineuse. Mêmes techniques.
- FIG. 8. — Coupe d'un kyste qui vient de se former, dans laquelle on distingue encore des noyaux des cellules ectodermiques et les nématocystes non encore dégénérés. On remarque, dans l'ectoderme de la partie supérieure, la présence des tonofibrilles en formation (*i.*) et les grains chitineux (*h.*) à la périphérie des cellules; *t.* tæniole coupé. Mêmes techniques.
- FIG. 9. — Coupe d'un kyste formé et isolé, pour montrer la persistance des deux cellules mésogléennes (*n.*) dans les substances fluides centrales du contenu du kyste. Même technique.
- FIG. 10. — Coupe d'un kyste déjà âgé; il possède des pyramides vitellines caractéristiques; on remarque à droite un kyste en train de se former. Mêmes techniques.
-

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS.

I. — INTRODUCTION

1. *Quelques mots sur la morphologie et l'évolution des Scyphistome* (p. 1). 2. *Historique général* (p. 5). 3. *Matériel et élevage* (p. 7). 4. *Technique histologique* (p. 9).

II. — HISTOLOGIE DU SCYPHISTOME

1. *Cellules, éléments cytoplasmiques et tissus* (p. 17). A) Cellules et éléments cytoplasmiques (p. 17) : 1° Cytoplasma et membrane cellulaire (p. 18); 2° Éléments cytoplasmiques, vacuome (p. 20); Chondriome (p. 23); 3° Noyaux et division cellulaire (p. 25); 4° Cellules glandulaires (p. 28); 5° Cellules sécrétrices (p. 30); 6° Cellules vacuolaires (p. 32); 7° Cellules neuro-épithéliales (p. 33).

2. *Tissus*. A) Ectoderme (p. 34); 1° Ectoderme de la souche (p. 35); 2° Ectoderme de l'éphyrulum (p. 35); 3° Ectoderme du péristome (p. 36); 4° Tentacules (p. 36); 5° Régénération expérimentale des tentacules (p. 37); 6° Fibrilles sous-épithéliales (p. 39); 7° Grains chitineux et tonofibrilles (p. 40); 8° Taenioles (p. 43). B) Endoderme (p. 44) : 1° Endoderme de la souche (p. 45); 2° Endoderme de la cavité gastrale (p. 46); 3° Endoderme de la gouttière gastrale et des tentacules (p. 47); 4° Endoderme pharyngien (p. 48). C) *Mésoglée et cellules mésoglénnes* (p. 49). 3. *Résumé et conclusions* (p. 51).

III. — NÉMATOCYSTES ET CNIDOGÉNÈSE

1. *Cellules Cnidogènes* (p. 55). 2. *Nématocystes* : 1° Nématocystes de la première catégorie (p. 57); 2° Nématocystes de la deuxième catégorie (p. 59); 3° Nématocystes de la troisième catégorie (p. 61). 3. *Remarques sur la formation du squelette et le fonctionnement des nématocystes* (p. 66).

IV. — DIGESTION

1. *Historique* (p. 71). 2. *Méthode employée au cours des recherches* (p. 72) : 1° Observation à l'état vivant (p. 72); 2° Fixation de la préparation colorée à l'état vivant (p. 73); 3° Procédés d'imprégnation métallique et procédés mitochondriaux (p. 73). 3. *Digestion extracellulaire* (p. 74) : 1° Nourriture (p. 75); 2° Mécanisme d'expulsion du liquide gastral (p. 76); 3° Liquide gastral (p. 77); 4° Absorption des matières semi-dégérées (p. 78). 4. *Digestion intracellulaire* (p. 79) : 1° Vacuoles digestives (p. 80); 2° Chondriome (p. 83). 5. *Transformation des matières digérées* (p. 84). 6. *Résumé et conclusion* (p. 87).

V. — STOLONISATION ET BOURGEONNEMENT

1. *Historique* (p. 91). 2. *Divers modes de stolonisation et de bourgeonnement* (p. 92). 3. *Stolonisation* (p. 95); 1° Stolon (p. 95); 2° Tonofibrilles (p. 96). 4. *Bourgeonnement* (p. 97) : 1° Indices du commencement du bourgeonnement (p. 97); 2° Commencement du bourgeonnement (p. 99); 3° Formation des tentacules (p. 100); Formation de la bouche (p. 102); 5° Formation définitive de l'organe digestif (p. 103); 6° Apparition et développement des taenioles (p. 106); 7° Détachement du jeune Scyphistome (p. 109). 5. *Résumé et conclusion* (p. 111).

VI. — STROBILATION

1. *Historique* (p. 115). 2. *Préparation de la strobilation et les premiers étranglements* (p. 116). 3. *Cellules migratrices* (p. 117). 4. *Résorption de tentacules* (p. 119). 5. *Formation des lèvres* (p. 121). 6. *Formation des lobes et des organes sensoriels* (p. 125). 7. *Rupture des tænioles* (p. 128). 8. *Histolyse et phagocytose des muscles tæniolaires* (p. 132) ; 1^o *Formation des sarcolytes* (p. 133) ; 2^o *Cellules phagocytaires* (p. 134). 9. *Formation des faisceaux de filaments gastreaux chez une Ephyra* (p. 136). 10. *Organisation et histogénèse chez l'Ephyra* (p. 137). 11. *Résumé et conclusions* (p. 140).

VII. — KYSTES PÉDIEUX

1. *Historique* (p. 145). 2. *Observation à l'état vivant* (p. 148). 3. *Formation de la paroi chitineuse du Kyste* (p. 151). 4. *Entrée de cellules ectodermiques et mésogléennes dans le Kyste* (p. 152). 5. *Fermeture du Kyste* (p. 153). 6. *Dégénérescence des nématocytes dans le Kyste* (p. 153). 7. *Rôle des cellules mésogléennes dans le Kyste* (p. 154). 8. *Rôle des cellules endodermiques dans la formation du Kyste* (p. 155). 9. *Éclosion naturelle du Kyste* (p. 156). 10. *Résumé et conclusions* (p. 157).

VIII. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES (p. 161).

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique : **Le vacuome de la cellule végétale.**

Géologie : **Brachiopodes fossiles.**

Vu et approuvé :

Paris, le 4 Avril 1930

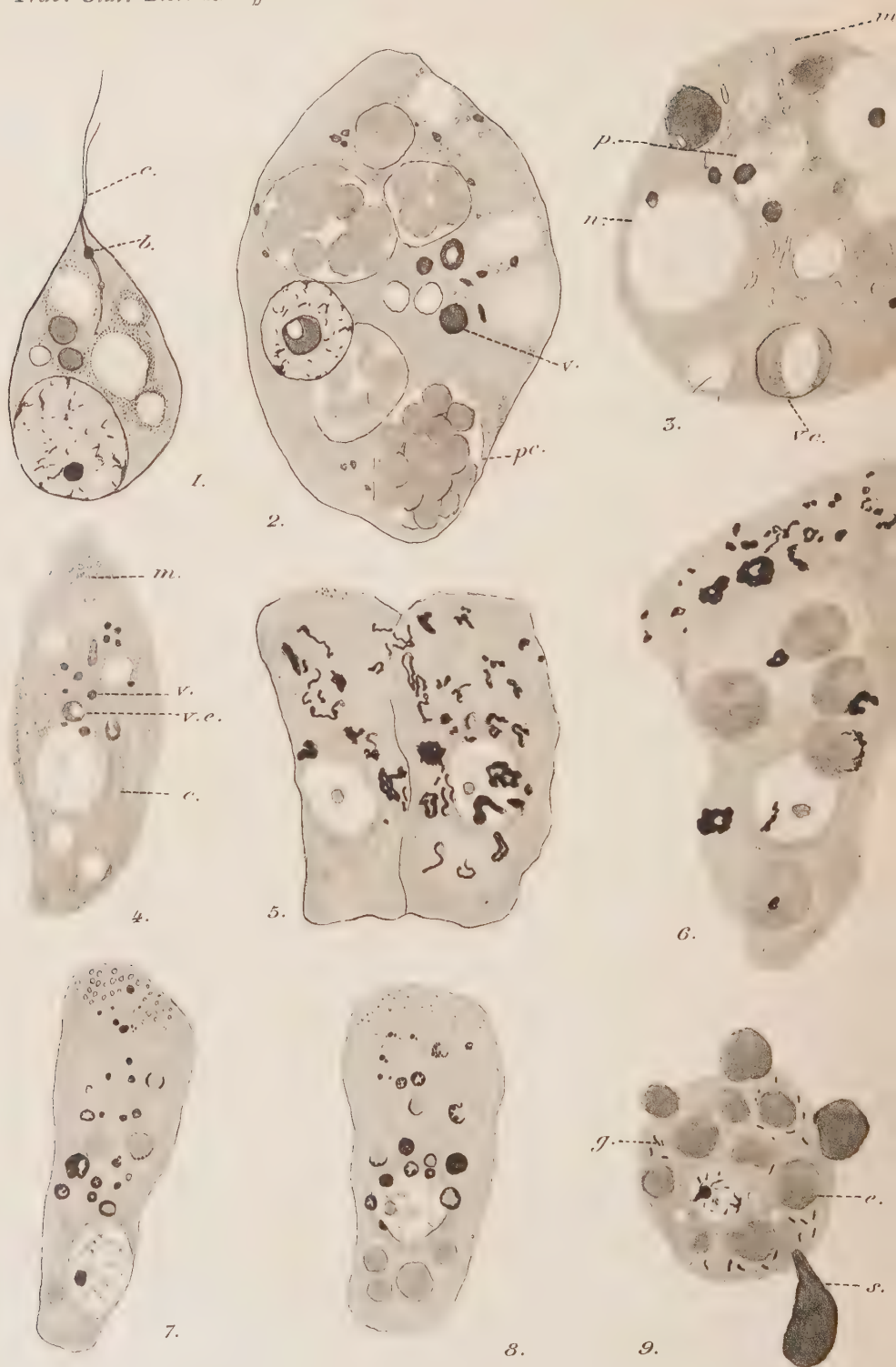
Le Doyen de la Faculté des Sciences,

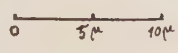
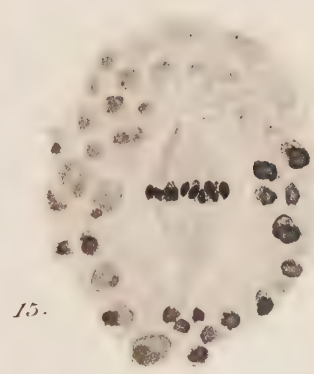
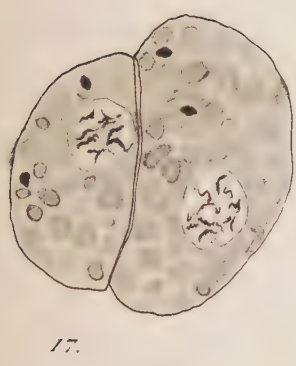
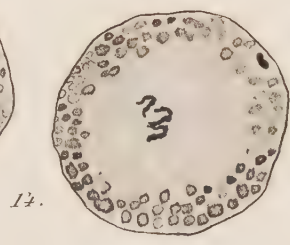
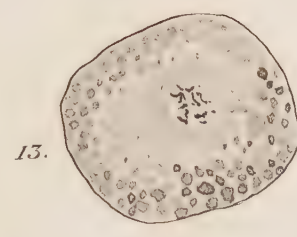
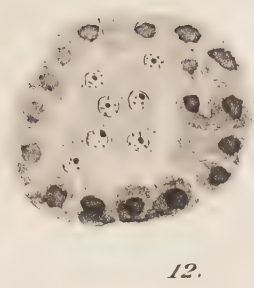
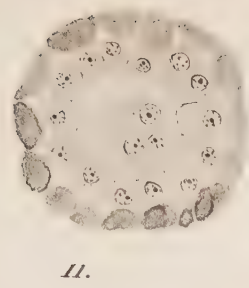
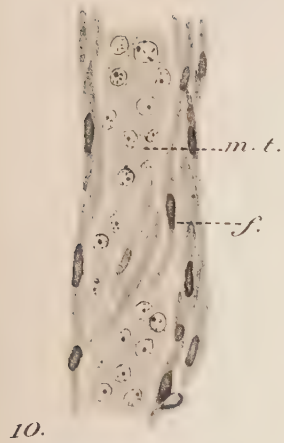
CH. MAURAIN.

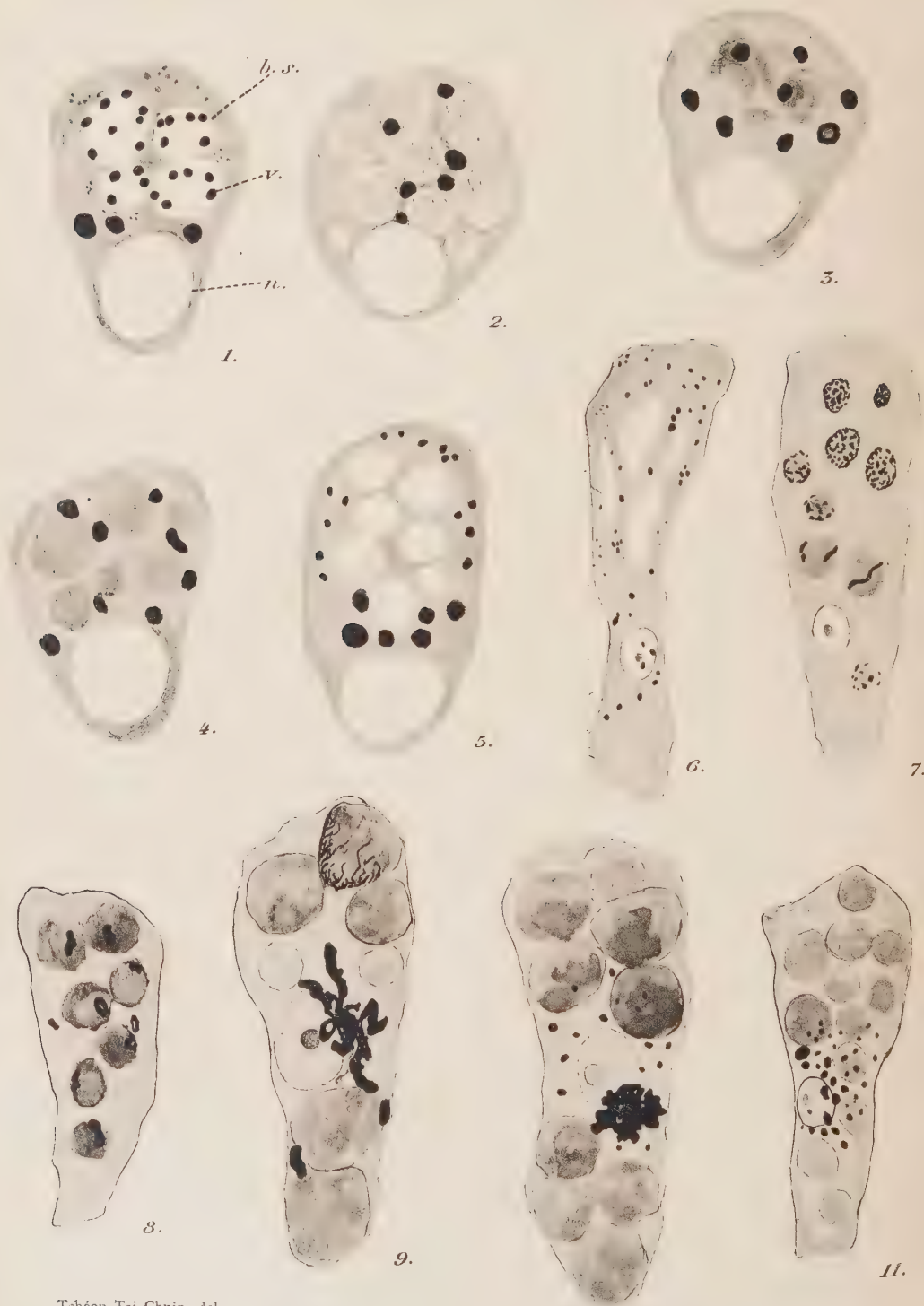
Vu et permis d'imprimer :

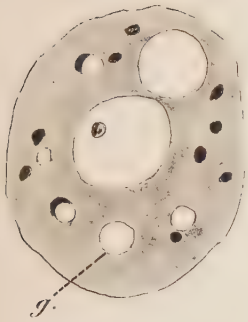
Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.





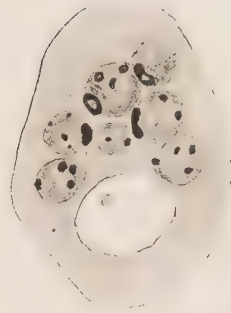




12.



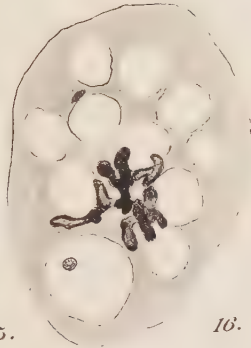
13.



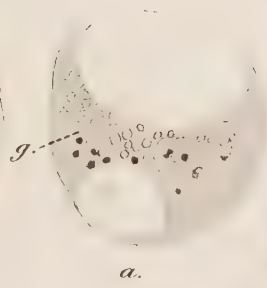
14.



15.



16.



a.



b.



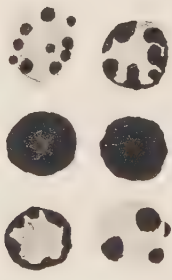
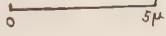
17.



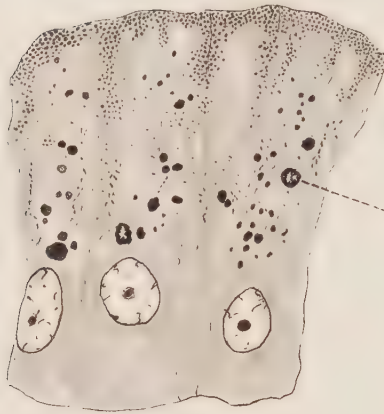
18.



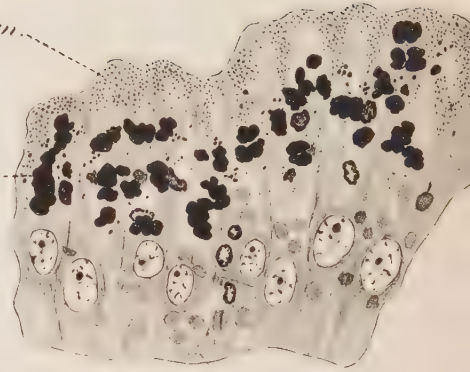
19.



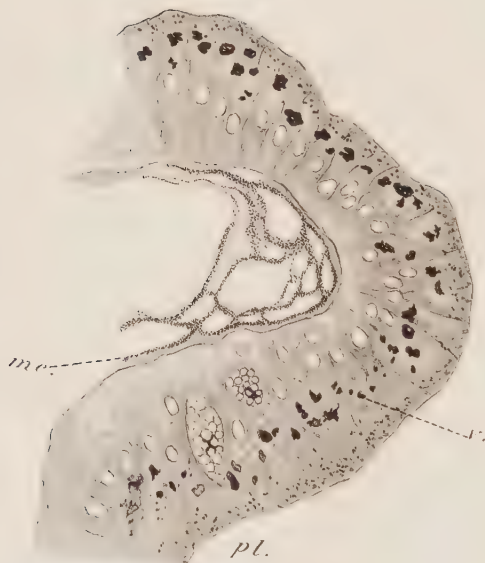
20.



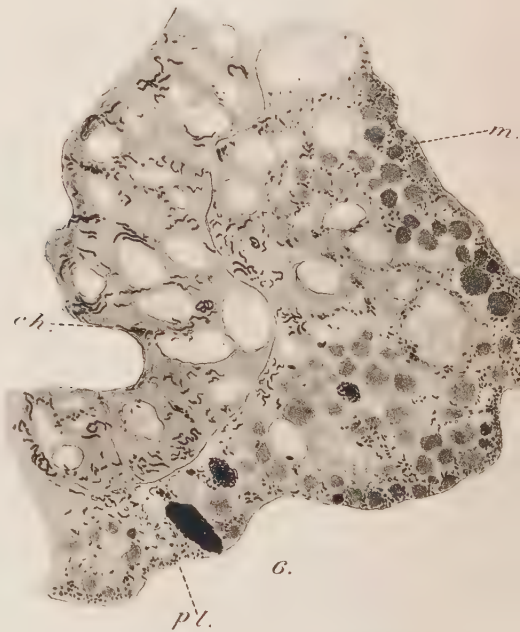
1.



2.



3.



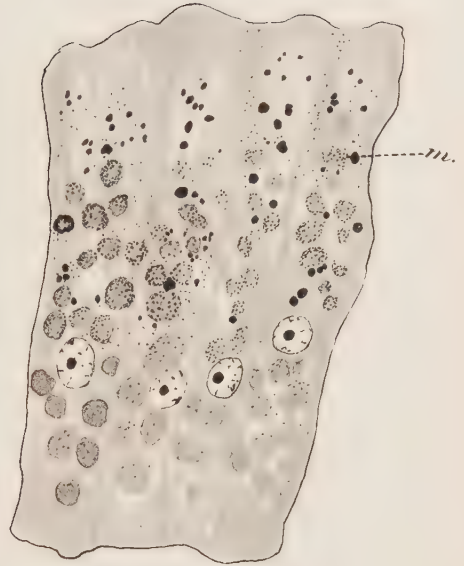
4.

Tchéou Tai Chuin, del.

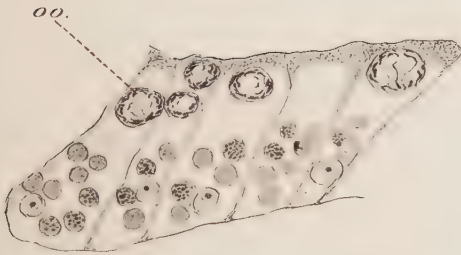
0 10 μ



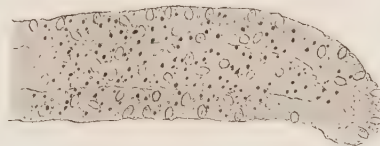
3.



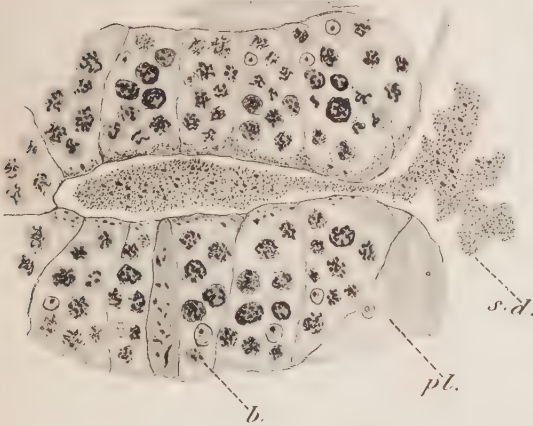
4.



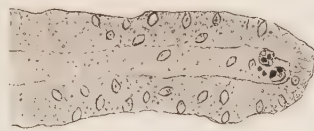
7.



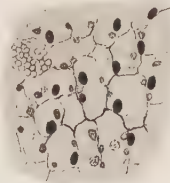
9.



8.

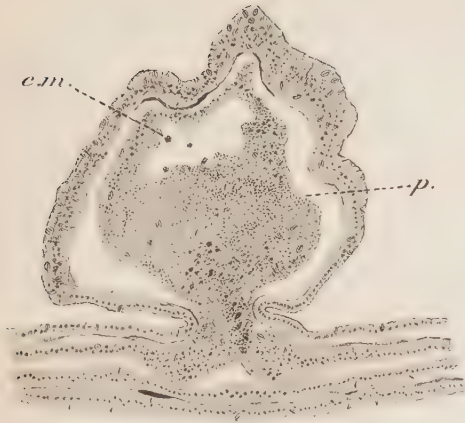


10.

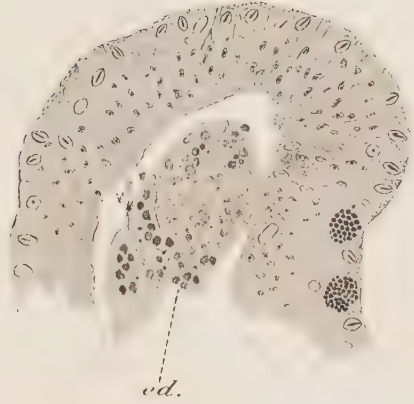


11.

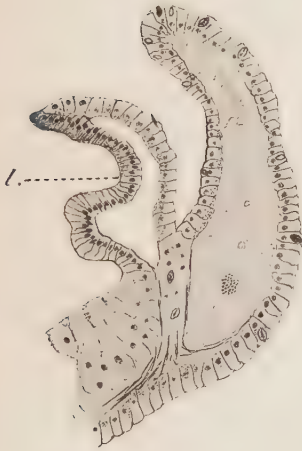




11.



12.



13.



14.



15.



16.



17.



18.



Tchéou Tai Chuin, del.



